DAS GAUMENFALTENMUSTER DER SÄUGETIERE UND SEINE BEDEUTUNG FÜR STAMMESGESCHICHTLICHE UND TAXONOMISCHE UNTERSUCHUNGEN

von

MARTIN EISENTRAUT



BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 8
1976

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen" zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institut and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge".

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editors.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Museum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge".

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées aux éditeurs.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 8, 1976

Preis 30 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. E. Wolters

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, 53 Bonn, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Buchdruckerei

Berichtigung zu „Bonner Zoologische Monographien" Nr. 8: Eisentraut, M.

Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen

Seite 177, Zeile 4 und Seite 178 Unterschrift Abb. 157:

Phocaena phocoena statt *Phocaena phocaena.*

Seite 182, Zeile 17—21:

die Nahrungsstoffe wie auf einer Leitbahn seitlich zu den Backenzähnen gleiten können. Sehr eindringlich wird diese Annahme suggeriert und zur Gewißheit, wenn man z. B. das eigenartige Gaumenfaltenmuster von *Cynocephalus* betrachtet. Besonders die stark ausgeprägten mittleren Falten sind seitlich steil nach hinten auf die Molarenreihen gerichtet, so daß durch

Seite 212:

von Lehmann, E. und H.-E. Schaefer: *zibethicus* statt *zibeticus.*

Seite 213:

Thenius, E. und H. Hofer statt Thenius, E. und H. Hafer

DAS GAUMENFALTENMUSTER DER SÄUGETIERE UND SEINE BEDEUTUNG FÜR STAMMESGESCHICHTLICHE UND TAXONOMISCHE UNTERSUCHUNGEN

von

MARTIN EISENTRAUT

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 8
1976

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

Inhalt

Seite

Einleitung ... 5

Literaturübersicht und Fragestellung ... 5

Beschaffung des Materials ... 8

Beschreibung der Gaumenfalten ... 9

Monotremata ... 9

Marsupialia ... 12

Insectivora (Zalambdodonta, Insectivora, Macroscelidea) ... 24

Tupaiiformes ... 36

Primates ... 37
- Prosimiae ... 37
- Simiae ... 42

Chiroptera ... 52
- Microchiroptera ... 52
- Megachiroptera ... 72

Dermoptera ... 83

Edentata ... 84

Pholidota ... 89

Rodentia ... 90

Carnivora ... 134
- Fissipedia ... 134
- Pinnipedia ... 150

Lagomorpha ... 153

Tubulidentata ... 156

Sirenia ... 157

Proboscidea ... 159

Hyracoidea ... 161

Perissodactyla ... 162

Artiodactyla ... 165

Cetacea ... 176
- Mystacoceti ... 176
- Odontoceti ... 177

Seite

Auswertung der Ergebnisse 179

Die Gaumenfalten, ein ancestrales Merkmal 179

Die funktionelle Bedeutung der Gaumenfalten 181

Typeneinteilung der Gaumenfaltenmuster und deren Bedeutung für stammesgeschichtliche Untersuchungen 186

Primärtyp 188

Staffeltyp 200

Ausblick 204

Anhang 206

Zusammenfassung 207

Summary 209

Schriftennachweis 211

EINLEITUNG

Literaturübersicht und Fragestellung

Bei den Säugetieren ist der Nasenraum vom Mundraum durch ein sekundäres Gaumendach getrennt, so daß die Choanen weit nach hinten verlagert sind und die Atmung durch die Nahrungsaufnahme und -bearbeitung nicht behindert wird. Der vordere Teil des Gaumendaches wird von einer aus verschiedenen Teilen zusammengesetzten Knochenplatte, dem Palatum, gebildet und daher als „harter Gaumen" bezeichnet. Er setzt sich nach hinten mit einer dicken Muskelsehnenplatte, dem „weichen Gaumen", fort.

Den harten Gaumen bedeckt eine derbe, bisweilen verhornte Epithelschicht, die bei den meisten Säugetierarten das Palatum nicht glatt überzieht, sondern zu mehr oder weniger quer verlaufenden Leisten aufgefaltet ist. Diese Gaumenleisten oder -falten (Rugae palatinae) sind ein Charakteristikum der Säugetiere und ganz offensichtlich ein sehr urtümliches, primäres Merkmal, da es sich — mit wenigen Ausnahmen — von den Montremen und Marsupialiern bis zu den hoch entwickelten Formen findet. Die funktionelle Bedeutung dieser Falten wird u. a. darin gesehen, daß sie als Widerlager der Zunge bei der Aufnahme und dem Festhalten der Nahrung — bei Jungtieren auch dem Festhalten der Zitze — und wohl auch gelegentlich bei ihrer Verarbeitung oder Zerkleinerung im Mundraum mitwirken. Das Fehlen der Falten bei einigen Arten und Gruppen dürfte auf einer schon seit langem vor sich gegangenen sekundären Rückbildung infolge Wegfalls der ursprünglichen Funktion beruhen. Diese Fragen werden uns noch später im allgemeinen Teil zu beschäftigen haben.

Nachdem meine Aufmerksamkeit bei Bearbeitung der auf mehreren Kamerunreisen gesammelten Säugetiere bei der Suche nach möglichen morphologischen Merkmalen mehr zufällig auf das Gaumenfaltenmuster gelenkt worden war, nahm ich eine vergleichende Untersuchung an Kameruner Muriden vor (Eisentraut 1969). Dabei zeigte es sich bereits, daß bei aller Übereinstimmung im großen Bauplan art- und gattungstypische Besonderheiten im Gaumenfaltenmuster auftreten können, die für taxonomische Entscheidungen und mithin für die Lösung von Fragen der stammesgeschichtlichen Beziehungen von Wichtigkeit sein können. Das gleiche ergaben meine späteren Untersuchungen (Eisentraut 1975 a) am Gaumenfaltenmuster afrikanischer Sciuriden. Die Ergebnisse waren so ermutigend und zum Teil so überraschend, daß der Entschluß reifte, die Untersuchungen auf alle Säugetiere auszudehnen und möglichst viele Angehörige der verschiedenen Ordnungen genauer zu betrachten.

Werfen wir zunächst einen Blick auf das einschlägige Schrifttum. Das Auftreten von Gaumenfalten bei Säugetieren ist seit langem bekannt, hat jedoch in der neueren Literatur nurmehr wenig Beachtung und Interesse gefunden. Die großen anatomischen Lehrbücher befassen sich mit den

Gaumenfalten nur am Rande (vergl. z. B. Weber 1928, Ehrenberger und Baum 1974). Dagegen liegen aus älterer Zeit, als Anatomie und Morphologie noch in hoher Blüte standen, eine Reihe wichtiger, inzwischen etwas in Vergessenheit geratener Arbeiten vor.

Einer der ersten, der eine Beschreibung der Gaumenfalten von einem oder auch von mehreren Vertretern verschiedener Säugetierordnungen gegeben hat, war kein geringerer als Cuvier (1845; genauer zitiert bei Retzius, 1906). Auch Milne-Edwards (1860) weist auf dieses den Säugetieren eigene Merkmal hin. Etwas eingehender und vergleichend beschäftigte sich dann Linton (1905) mit dem Gaumenfaltenmuster. Er untersuchte 36 Arten aus verschiedenen Ordnungen und gab von 20 Arten Abbildungen, die besser als alle Beschreibungen eine Vorstellung von dem Verlauf der Gaumenfalten geben. Etwa gleichzeitig, aber in einem viel weiter gesteckten Rahmen, untersuchte Retzius die Gaumenfalten und legte seine Ergebnisse 1906 in einer umfassenden und auch für uns grundlegenden Arbeit, „Die Gaumenleisten des Menschen und der Tiere", nieder. Einleitend gibt er auch einen Überblick über die bis dahin erschienene einschlägige Literatur, auf die hier zusätzlich verwiesen sei. Hervorzuheben sind seine auf 14 Tafeln zusammengestellten Gaumenabbildungen von 63 Arten, die bei unserer späteren Bearbeitung besonders herangezogen werden sollen.

Kaum zahlreicher sind die Gaumenfalten-Arbeiten, die sich nur mit einer einzigen Säugetierordnung beschäftigen. So behandelt Robin (1881) eine Reihe von Chiropteren-Arten, nachdem vor ihm schon Kolenati (1860) auf das Gaumenfaltenmuster bei Fledermäusen hingewiesen hatte. Leider gibt Robin keine Abbildungen zu seinen textlichen Ausführungen. Bei den Megachiropteren sind die Gaumenfalten als ein typisches Merkmal bei der Gattungs- und Artkennzeichnung seitdem fast stets herangezogen worden (vergl. Andersen 1912). Im Jahre 1899 veröffentlichte Tullberg seine Abhandlung „Über das System der Nagetiere, eine phylogenetische Studie". In ihr gibt er für zahlreiche Arten unter Beifügung von 33 Abbildungen das Gaumenfaltenmuster an, ohne es, wie der Untertitel seiner Arbeiten erwarten lassen könnte, als phylogenetisch wichtiges Merkmal auszuwerten. In 2 anatomischen Arbeiten über Marsupialier behandelt Sonntag (1921 a, b) auch die Gaumenfalten, wobei er besonderen Wert auf deren Anzahl legt. Schließlich verdanken wir A. H. Schultz (1949, 1958) eine Bearbeitung des Gaumenfaltenmusters bei Primaten. Er schließt hierbei auch den Menschen mit ein, nachdem zuvor schon eingehendere Untersuchungen am menschlichen Gaumen, u. a. von Gegenbaur (1878), Harrison (1888) und Fischer (1943) vorgenommen worden waren. Unerwähnt bleiben hier die zahlreichen anatomisch-morphologischen Arbeiten über einzelne Säugetierarten, bei denen nicht selten bei Abhandlung der Mundhöhle auch die Gaumenfalten kurz erwähnt werden. Soweit erforderlich, sollen einige dieser Arbeiten später Berücksichtigung finden.

Über den feineren Bau der Gaumenleisten bringt nur Oppel (1900) in seinem Lehrbuch eine Abbildung (Fledermaus) und eine kurze Beschreibung: „Die mikroskopische Untersuchung beim Eichhörnchen und bei der Fledermaus ... ergab mir, daß sich die Gaumenleisten in ihrem Bau nicht wesentlich von der übrigen Schleimhaut des harten Gaumens unterscheiden. Die Gaumenleisten sind nicht etwa als aus zu Reihen verschmolzenen Papillen entstanden zu denken, vielmehr geht die ganze papillentragende Schleimhaut in ihre Bildung ein. Epithel und Hornschicht des Gaumens sind im Bereich der Leisten bei den beiden untersuchten Tieren nicht verdickt" p. 37).

Alles in allem ist also über Gaumenfalten schon ein reiches Schrifttum vorhanden, das für die von uns beabsichtigte Auswertung sehr willkommen ist. Es sind dort manche Arten, die mir selbst nicht zugänglich waren, vertreten. Andererseits gelang es mir, nicht zuletzt dank der Unterstützung der Kollegen anderer Museen und Institute, ein umfangreiches Material zusammenzubringen, das die Grundlage der folgenden Ausführung bildet. Insgesamt konnten über 530 Arten berücksichtigt werden.

Nicht unwesentlich ist bei der Beschreibung des Gaumenfaltenmusters die Feststellung der Anzahl der Falten. Dazu ist folgendes zu bemerken: Bei den meisten Säugetieren befindet sich vor den eigentlichen Gaumenfalten, gewöhnlich unmittelbar hinter den Incisiven, die Papilla incisiva oder palatina, eine rundliche, längliche oder eckige Erhebung, an der jederseits bei vielen Säugern der Ductus nasopalatinus mündet. Bei zahlreichen Arten gehen von der Papille seitliche, oft faltenförmig wirkende Ausläufer aus. Wie die Abbildungen zeigen, kann diese Papillenregion sehr unterschiedlich gestaltet sein; nicht selten hat sie die Form eines Dreiecks. Von manchen Autoren, wie beispielsweise von Tullberg (1899), ist der Hinterrand dieser vorderen Papillenregion, sofern er bogenförmig abschließt, als Gaumenfalte mitgezählt worden. In den Fällen, in denen ganz offensichtlich diese seitlichen Ausläufer unmittelbar mit der Papilla in Zusammenhang stehen und zur Papillenregion gehören, bin ich diesem Vorgehen nicht gefolgt. In anderen Fällen ist die Entscheidung nicht immer leicht. Unterschiedlich behandelt ist auch die Frage, wie weit die den Abschluß des harten Gaumens bildende und bei manchen Arten vorhandene faltenartige Aufwölbung als echte Gaumenfalte mitzuzählen ist.

Sofern diese „Auffaltung" durch eine entsprechende Aufwölbung des knöchernen Gaumendachabschlusses bewirkt wird, also keine echte Falte oder Leiste des Epithelbelages ist, ist sie meines Erachtens kein Bestandteil des Gaumenfaltenmusters und daher nicht als Falte anzusehen. Aus diesen Gegebenheiten heraus können sich kleine Differenzen zu den in der Literatur gemachten Angaben über die Faltenzahl ergeben. Sofern die Sachlage aus den in den einschlägigen Arbeiten der Autoren gegebenen Beschreibungen oder Abbildungen klar zu beurteilen ist, soll auf solche Differenzen hingewiesen werden.

Zunächst muß es darauf ankommen, das Gaumenfaltenmuster der einzelnen Arten, geordnet nach Gattungen, Familien und Ordnungen (z. T. auch weiteren Untergruppierungen) zu beschreiben. Bei der anschließenden Auswertung der Ergebnisse soll als erstes die Frage der funktionellen Bedeutung der Gaumenfalten und der mögliche Einfluß der Ernährungsweise auf

die Ausbildung des Faltenmusters erörtert werden. Im Vordergrund soll dann jedoch die Frage stehen, wieweit durch Vergleich der verschiedenen Baupläne und ihrer Differenzierungen sich Hinweise auf stammesgeschichtliche Zusammenhänge ergeben oder wieweit sich die aus anderen morphologischen Merkmalen bei rezentem oder fossilem Material gewonnenen Erkenntnisse untermauern lassen. In diesem Zusammenhang wird anhand von Beispielen auch die Frage zu erörtern sein, ob es bei übereinstimmendem Grundplan besondere Differenzierungen bei den unteren Taxa gibt, die bei Bearbeitung taxonomischer Fragen von Bedeutung sein können. Dabei wird auch die Untersuchung der innerhalb der Art vorkommenden individuellen Variation von Wichtigkeit sein. Hierfür ist allerdings ein großes Material notwendig, was zunächst nur in wenigen Fällen zur Verfügung stand. Ich kann daher auf diese Fragen nur anhand einiger Beispiele eingehen. Ebenso müssen Untersuchungen über mögliche geringe, aber konstante Unterschiede im Gaumenfaltenmuster bei nahe verwandten Arten oder Formen aus besagtem Grunde späteren Spezialuntersuchungen vorbehalten bleiben.

Beschaffung des Materials

Die Beschaffung des Materials war nicht ganz einfach, da bekanntlich in den Museen zum großen Teil trockenes Material aufbewahrt wird, bei dem an den Schädeln die Gaumenfalten abpräpariert sind. Trotzdem gelang es, von sämtlichen Säugetier-Ordnungen Material zu erlangen, meist als Alkoholpräparat, gelegentlich aber auch als Frischpräparat. Gewöhnlich wurde das Gaumenfaltenmuster gezeichnet oder fotografiert, bisweilen aber auch im Negativ als Kunststoffabguß festgehalten, von dem dann ein Gipspositiv hergestellt wurde.

Für die Überlassung oder das Ausleihen von Material bin ich folgenden Damen und Herren zu großem Dank verpflichtet: Prof. V. Aellen (Genf), Dr. R. Angermann (Berlin), H. Baagøe (Kopenhagen), Prof. H. Bohlken (Kiel), C. G. Coetzee (Windhoek), Dr. F. Dieterlen (Stuttgart), Dr. H. Felten und Mitarbeiter im Senckenberg-Museum (Frankfurt), Dr. W. Gewalt und Mitarbeiter am Zoo Duisburg, Dr. M. Gorgas (Köln), Dr. Th. Haltenorth (München), W. Hartwig (Bonn), Prof. H. Heim de Balsac (Paris), Dr. H. Hendrichs (Bielefeld), Prof. W. Herre (Kiel), Dr. E.-A. Juckwer (Steinheim), Dr. F. Krapp (Bonn), Prof. H.-J. Kuhn (Göttingen), Prof. E. Kullmann (Köln), Dr. W. Leuthold (Kenia), Dr. H. Möller (Erlangen), Prof. J. Niethammer (Bonn), Prof. Orthmann (Köln), Dr. H. Roer (Bonn), Prof. H. Schliemann (Hamburg), Dr. U. Schmidt (Bonn), Dr. Setzer (Washington), Prof. D. Starck (Frankfurt), K. Ullenbruch (Bonn). Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. E. von Lehmann für die Beschaffung von Material und taxonomische Beratung, Herrn Dr. W. Böhme für Material und Herstellung von Abgüssen im Kopenhagener Museum, Herrn P. van den Elzen für Material und die Anfertigung der englischen Übersetzung der Zusammenfassung und Herrn Dr. R. Hutterer für das Mitlesen der Korrekturen.

BESCHREIBUNG DER GAUMENFALTEN

MONOTREMATA

Bei beiden heute noch lebenden Familien der primitiven Kloakentiere finden wir Gaumenfalten ausgebildet. Jedoch sind, wie schon Retzius (1906) mit Recht betont, die Schnabeligel *(Tachyglossus* und *Zaglossus)* und das Schnabeltier *(Ornithorhynchus)* so einseitig spezialisiert, und dies besonders auch im Hinblick auf die Ernährungsweise, daß man wohl kaum erwarten kann, bei ihnen noch den reinen primären Typ des Gaumenfaltenmusters zu finden. Diese Erwartung wird durch die vorliegenden Untersuchungen bestätigt, und wir können bei den Monotremen von einem differenzierten Primärtyp sprechen.

Tachyglossidae

Tachyglossus aculeatus

Außer dem Gaumenfoto eines von mir untersuchten Alkoholpräparates (Abb. 1) liegt die ausgezeichnete Abbildung von Retzius (1906) vor. Beide stimmen weitgehend überein. Hinter der deutlich ausgeprägten und mit 2 seitlichen kleinen Anhängen versehenen Papilla palatina befinden sich zunächst 7 Querfalten, von denen die ersten 2 in der Mitte unterbrochen, die übrigen nur mehr oder weniger deutlich eingekerbt sind. Der obere



Abb. 1: *Tachyglossus aculeatus*

Rand der Falten ist nach hinten gerichtet und besonders bei den vorderen etwas gewellt; außerdem vergrößert sich nach hinten der Abstand der Falten voneinander und die Falten selbst nehmen einen etwas stärker konvex nach vorn gebogenen Verlauf. Im hinteren Teil des Gaumens schließen sich weitere 8 Leisten an, die aus einzelnen aneinander gereihten harten, nach hinten gerichteten Stachelpapillen gebildet sind und von denen in dem mir vorliegenden Präparat die ersten 3 wiederum einen konvex nach vorn gebogenen Verlauf nehmen, während die 5 hinteren sehr eng aufeinander folgen und mehr oder weniger quer den Gaumen durchziehen. Auf der von Retzius gegebenen Abbildung sind nicht 8, sondern 9 hintere Stachelleisten zu erkennen. Zu erwähnen ist, daß auch der hintere Teil der Zunge mit harten, in Reihen angeordneten „Zähnchen" bedeckt ist, die den hinteren gezähnelten Gaumenleisten gegenüberstehen.

Die zahnlosen Schnabeligel sind als Insekten- und vor allem Ameisen- und Termiten-Fresser bekannt. Die Öffnung des schnabelartig ausgezogenen Mundes ist sehr klein. Die Nahrungstiere werden mit der lang ausstreckbaren und mit Speichel bedeckten Zunge eingesammelt und zum Munde geführt. Es dürfte wohl angenommen werden, daß an den mit der Kante nach hinten gerichteten vorderen Gaumenfalten die an der Zunge haftenden Insekten abgestreift werden und daß möglicherweise durch Aneinanderreiben der auf der hinteren Gaumen- und der hinteren Zungenpartie befindlichen gezähnelten Falten eine Zerkleinerung der Nahrung vorgenommen wird. Die entsprechenden Angaben Webers (1928) sind etwas widersprüchlich, wenn er einmal sagt: Die Nahrungstiere „werden durch die Zunge aufgenommen, durch die enge Mundöffnung in die Mundhöhle gebracht und ungekaut verschluckt", und kurz darauf angibt: Die Zunge „trägt Hornzähnchen, die sich aus haarförmigen Papillen hervorgebildet haben. Durch Reiben gegen harte Querleisten am Gaumen (Gaumenleisten) helfen sie beim Zerkleinern der insectivoren Nahrung" (II, p. 34).

Retzius hebt daneben als Aufgabe der Gaumenfalten auch das Festhalten der Nahrung hervor, wenn er schreibt: „Da die *Echidna* keine Zähne besitzt, hat man die Beschaffenheit des Gaumens als einen Ersatz derselben zu deuten versucht und glaubt daher, daß er in Verbindung mit dem hinteren verbreiterten und wie eine Scheuerbürste mit harten Fortsätzen versehenen Teil der vorne weichen schnabelförmigen Zunge zum Zerkleinern von verschiedenen Würmern und anderen Tieren bestehenden Speisen dient. Daß die Gaumenfalten hierbei auch zum Festhalten des Futters nützlich sein dürften, ist aus ihrer Form leicht einzusehen" (p. 128).

Ornithorhynchidae

Ornithorhynchus anatinus

Für die Beschreibung liegt mir der Gaumenabguß eines Alkoholtieres vor; außerdem steht eine der Arbeit von Retzius beigefügte Abbildung zur Verfügung (Abb. 2).

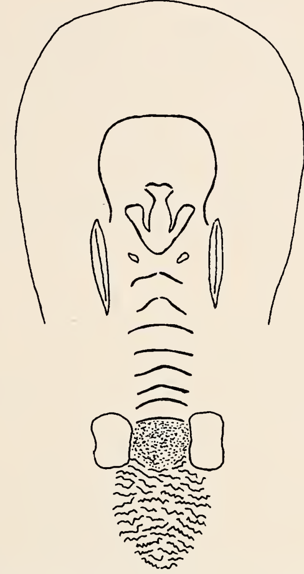


Abb. 2: *Ornithorhynchus anatinus*

Die auffallend große und geradezu ornamental ausgebildete Region der Papilla palatina mit den beiden seitlichen Öffnungen der zum Nasenraum führenden Canales naso-palatini füllt den vordersten Teil des Gaumens aus. Dahinter befinden sich bei dem mir vorliegenden Präparat 8 Falten, deren Abstand voneinander aboralwärts sich mehr und mehr verengt. Die beiden ersten Falten laufen in der Mitte spitz nach vorn zu und sind unterbrochen. Die 6 hinteren sind leicht nach vorn gebogen und verlaufen quer über den Gaumen. Bei dem von Retzius abgebildeten Gaumen ist der Verlauf der vorderen Falten etwas gestört, und es sind mehrere Teilstücke zu erkennen. In dem zwischen den Hornzähnen gelegenen Gaumenraum und weiter aboralwärts zeigt der Epithelbelag eine feine, aus einzelnen kleinen Papillen bestehende Querrunzelung, die offensichtlich mit der üblichen Gaumenfaltenbildung nichts zu tun hat.

Das an das Wasserleben angepaßte Schnabeltier nährt sich von Würmern, Wasserinsekten, Larven und Mollusken, die zwischen den Hornzähnen zerkaut und zerkleinert werden. Die Tatsache, daß das Gaumenfaltenmuster, wie oben gezeigt, gewisse Variationen aufweist und die Falten selbst niedrig und wenig markant ausgebildet sind, läßt darauf schließen, daß ihre Funktion beim Nahrungserwerb offenbar nur eine untergeordnete Rolle spielt.

MARSUPIALIA

In zwei Arbeiten behandelt Sonntag (1921 a, b) im Rahmen allgemein-anatomischer Untersuchungen kurz auch die Gaumenfalten bei Beuteltieren und gibt außer einigen Abbildungen die bei 19 Arten eruierte Anzahl der Falten in Tabellenform an, wobei er unterscheidet zwischen vollständig ausgebildeten (C = complete ridges) und unvollständigen (I = incomplete ridges), welch letztere als kurze Erhebungen in der Mitte des Gaumens verlaufen und nicht bis an dessen Rand heranreichen. Wie weit es sich hierbei um mitzuzählende Falten handelt, muß dahingestellt bleiben oder von Fall zu Fall geklärt werden. Einleitend seien hier die von Sonntag untersuchten Arten mit ihrer Gaumenfaltenzahl wiedergegeben, wobei die von Sonntag gewählte Nomenklatur und Einteilung in Polyprotodonte und Diprotodonte beibehalten wurde.

Polyprotodontia			Diprotodontia		
Name	Anzahl der Gaumenfalten		Name	Anzahl der Gaumenfalten	
	C	I		C	I
Metachirus opossum	8	0	*Phascolarctos cinereus*	9	0
Philander laniger	8	1	*Trichosurus vulpecula*	6	0
Didelphys azarae	9	1	*Pseudochirus peregrinus*	8	0
Didelphys marsupialis	9	1	*Petaurus sciureus*	8	0
Marmosa elegans	9	0	*Petaurus breviceps papuanus*	8	0
Perameles obesula	11	5	*Caenolestes obscurus*	9	5
Dasyurus viverrinus	8	3	*Aepyprymnus rufescens*	7	0
Sarcophilus harrisi	7	5	*Dendrolagus*	8	0
			Macropus	8	0
			Onychogale lunata	8	0
			Phalanger orientalis	9	0

In unserer folgenden Abhandlung der einzelnen Arten werden wir auf diese Zahlen zurückkommen.

Didelphidae

Die südamerikanischen Beutelratten gehören zu den ursprünglichsten Beuteltieren. Ihr Gaumenfaltenmuster ist sehr einfach und dürfte den primären Ausgangstyp darstellen oder ihm am nächsten stehen. Die Ernährungsweise ist omnivor, doch überwiegt die insectivore, bei größeren Arten auch die carnivore. Bei den meisten hier untersuchten bzw. im Schrifttum behandelten und für unsere Auswertung herangezogenen Arten und Gat-

tungen ist eine weitgehende Übereinstimmung im Gaumenfaltenmuster festzustellen.

Marmosa

Marmosa murina liegt mir aus eigener Zucht in 4 adulten Alkoholexemplaren und einer Anzahl von jungen Stücken vor (Abb. 3). Die Papillenregion nimmt den Raum zwischen den bogenförmig verlaufenden Incisiven ein. Die rundliche Papilla palatina selbst ist stets deutlich erkennbar. Von ihr ausgehende seitliche Ausläufer, die schräg nach hinten außen gerichtet sind, werden von mir nicht als Falten gezählt. Dasselbe gilt für die den Abschluß des knöchernen Gaumens überdeckende epitheliale Aufwölbung. Das deutlich ausgeprägte Gaumenfaltenmuster selbst ist, wie erwähnt, sehr einfach. Die Falten verlaufen im leichten konvex nach vorn gerichteten Bogen quer über den Gaumen; teilweise zeigen einige in der Mitte eine leichte Eindellung. Die erste Falte ist relativ kurz und erreicht nicht die seitliche Abgrenzung des Gaumens. Bei einigen Tieren sind zwischen den vorderen Falten in der Mittellinie kleine rundliche oder längliche Papillen eingelagert, die mit dem Faltenmuster nichts zu tun haben. Die Faltenzahl beträgt 8, jedoch zeigt ein Tier die Anlage einer kurzen 9. Falte.

Der Arbeit von Sonntag (1921 b) ist zu entnehmen, daß *M. elegans* 9 vollständig entwickelte Gaumenfalten besitzt. Da keine Zeichnung beigefügt ist, ist nicht zu entscheiden, ob der Autor die faltenartig schräg abwärts gerichteten seitlichen Anhängsel der Papilla palatina als Falte mitgerechnet hat.

Monodelphis sp.

Das mir vorliegende Exemplar zeigt ein mit *Marmosa* fast völlig übereinstimmendes Muster. Es sind 8 durchgehende Gaumenfalten vorhanden,

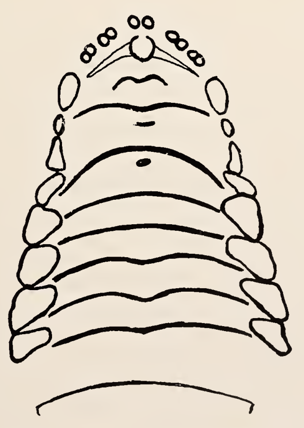


Abb. 3: *Marmosa murina*

von denen die vorderen leicht konvex nach vorn gebogen, die hinteren mehr horizontal verlaufen. Die erste Falte ist auch hier relativ kurz und erreicht nicht die seitliche Gaumenwand. Bemerkenswert ist, daß die Felder zwischen den vorderen 4 Falten wiederum mit zahlreichen kleinen papillenartigen, zum Teil zu Querreihen angeordneten Höckern bedeckt sind. Auf diese Erscheinung hat bereits Retzius bei anderen Marsupialiern hingewiesen.

Caluromys philander

Das gleiche Bild wie bei den vorhergehenden Arten bietet das Gaumenfaltenmuster von *C. philander*, von dem mir ein Präparat vorliegt. Besonders deutlich treten wieder zwischen den ersten 4 Falten die mit kleinen Papillen besetzten Felder in Erscheinung. Auch zwischen der ersten sehr kurzen Falte und dem bogenförmig verlaufenden Hinterrand der Papillenregion sind solche Kleinstpapillen zu erkennen. Zu erwähnen ist ferner, daß die letzten 3 Falten (6, 7 und 8) einen gezähnelten Rand besitzen.

Sonntag gibt für *C. laniger* (= *Philander laniger*) 8 komplette und eine inkomplette Falte an.

Metachirus opossum

Bei dem einen von mir untersuchten Exemplar, das wie die vorhergehenden 8 Gaumenfalten erkennen läßt, fällt der unterschiedliche Abstand zwischen einzelnen Falten auf. Während die 3 ersten leicht konvex nach vorn gebogen sind, verläuft die 4. horizontal, so daß der Abstand zwischen ihr und der 3. Falte relativ groß ist. Die 4 letzten Falten sind wieder konvex nach vorn gebogen.

Didelphis

Sonntag (1921 b) gibt in seiner Tabelle für *D. marsupialis* und *D. azarae* (= *paraguayensis*) 9 komplette Falten und eine inkomplette, d. h. als kurzen, nicht bis zu den seitlichen Gaumenrändern reichenden Bogen an. Eine von F. E. Schulze (1916) seiner die Erhebungen der Lippen- und Wangenschleimhaut behandelnden Arbeit beigefügte Abbildung von *D. marsupialis* läßt 9 gut ausgebildete Gaumenfalten erkennen. Diese Zahl stimmt mit meinen Untersuchungen bei einem erwachsenen Exemplar (♀) und einem Beuteljungen von *D. paraguayensis* überein. Bei letzterem ist hervorzuheben, daß in Anpassung an die feste Verbindung mit der mütterlichen Zitze der Gaumen eine von 2 longitudinalen Wällen umgebene mediane Aushöhlung oder Rinne zeigt, in der die Gaumenfalten nur wenig hervortreten. Das gleiche erwähnt Retzius bei einem von ihm untersuchten Beuteljungen von *Didelphis* und *Dasyurus*. Da auch die von ihm beigefügten Gaumenabbildungen mindestens 9 Gaumenfalten erkennen lassen, dürfte diese Zahl für *Didelphis* typisch sein.

Chironectes minimus

Ein untersuchtes adultes Exemplar des Schwimmbeutlers läßt sehr klar 8 markant ausgebildete und mit scharfer oberer Kante versehene Falten erkennen, wobei die erste Falte wiederum nur kurz ist (Abb. 4). Das Präparat zeigt außerdem sehr gut die von kleinsten Papillen oder Höckerchen besetzten Felder zwischen den vorderen Falten.

Zusammenfassend ergeben die Untersuchungen, daß bei den hier behandelten Didelphiden 8 bis 9 Gaumenfalten ausgebildet sind.

Caenolestidae

Caenolestes

Ein zur Verfügung stehender Rohschädel von *Caenolestes fuliginosus* läßt folgendes Gaumenfaltenmuster erkennen (Abb. 5): Hinter der sich nicht sehr

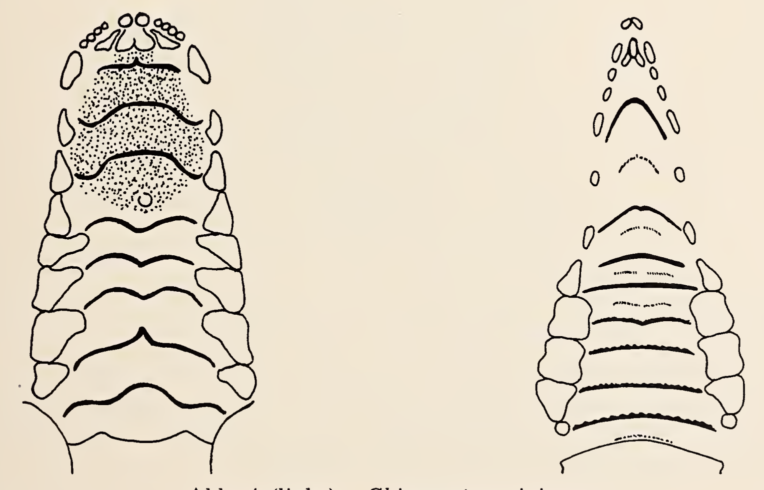


Abb. 4 (links): *Chironectes minimus*

Abb. 5 (rechts): *Caenolestes fuliginosus*

deutlich abhebenden Region der Papilla palatina, die von den je 4 Incisiven eingerahmt wird, setzt etwa am Hinterrand des Caninus die erste Falte als steil nach vorn gerichtete Kurve an. Die 2., etwas flacher ansteigende Falte geht von der Höhe des 2. Prämolaren ab. Es folgen 6 mehr horizontal verlaufende Falten, von denen die hinteren eine gewellte Oberkante haben. Die zwischen den ersten 5 Falten liegenden aneinander gereihten papillenartigen Erhebungen möchte ich aufgrund des mir vorliegenden Trockenpräparates nicht als echte Falten ansehen, womit sich die Faltenzahl auf 8 begrenzen würde.

Zum Vergleich habe ich in der Literatur nur die Arbeit von Osgood (1921) mit der Beschreibung und Abbildung von *Caenolestes obscurus* gefunden, die insofern etwas von meinem Befund abweicht, als die bei meinem Exemplar bogenförmig verlaufende 2. Falte durch 2 kurze Querfalten ersetzt zu sein scheint. Außerdem unterscheidet Osgood inkomplette Falten, die ich selbst nur als papillenartige Erhebungen ansehe und nicht mitzähle. Ich lasse hier die Beschreibung von Osgood, auf die sich auch die späteren Angaben von *Sonntag* (1921 b) beziehen, folgen: „The hard palate has numerous transverse ridges. Including the one at the posterior edge of the palate, there are nine of these ridges that extend completely across the palate and five which do not but merely reach to varying points on either side of the median line. The ridge between the last molars has eight to ten forwardly directed protuberances giving it a somewhat serrate appearance. The ridge between or just behind the canines projects forward in a sharp angle. Of the incomplete ridges, the hindmost is scarcely more than a rounded papule, the next one is posteriorly angled, two others are straight and another has its ends directed backwards. This is the condition found in a male specimen. A female shows a similar but not identical arrangement, two of the short ridges beeing absent and one of the long ones, that between the third molars, beeing interrupted in the middle" (p. 69—70). Daraus ist schon ersichtlich, daß besonders bezüglich der zwischengelagerten, von mir nicht mitgezählten Papillen oder Faltenstückchen eine gewisse Variation auftreten dürfte. Außerdem ist bei der Deutung des jeweiligen Gaumenfaltenmusters und Bewertung der Falten ein gewisser Spielraum gegeben. Immerhin dürfte die Anzahl der echten Falten 8 bis 9 betragen. Die Möglichkeit oder die Tendenz des Auftretens von zusätzlichen kurzen Falten könnte gegeben sein. Die Caenolestiden sind sehr lang- und spitzmäulige Tiere, wodurch vielleicht eine Vermehrung der Faltenzahl erklärlich wäre.

Die Opossummäuse, wie die Caenolestiden auch genannt werden, gehören zweifellos sehr primitiven, ja vielleicht den urtümlichsten Beuteltieren überhaupt an. Sie haben offenbar eine insectivore Lebensweise und dürften hierin den kleinen Didelphiden entsprechen.

Dasyuridae

In Ermangelung von eigenem Material muß ich mich auf die auch durch Abbildungen illustrierten Literaturangaben beschränken. Wie bei den bisher behandelten Beutlern ist auch bei den eine insectivore oder — bei größeren Arten — carnivore Lebensweise führenden Raubbeutlern das Gaumenfaltenmuster wiederum sehr einfach.

Dasyurus quoll

Bei der von Retzius gegebenen Abbildung handelt es sich um ein Beuteljunges, bei dem zwar die Falten schon eine deutliche Ausbildung zeigen,

jedoch der Gaumen eine sehr ausgeprägte mediane Auswölbung in Anpassung an das feste Haften an der mütterlichen Zitze zeigt, so daß, wie Retzius (p. 129) schreibt, „die Leisten [Gaumenfalten] hier über die Wälle herum starke Biegungen machen müssen, um dann an den Seiten nach hinten zu verlaufen".

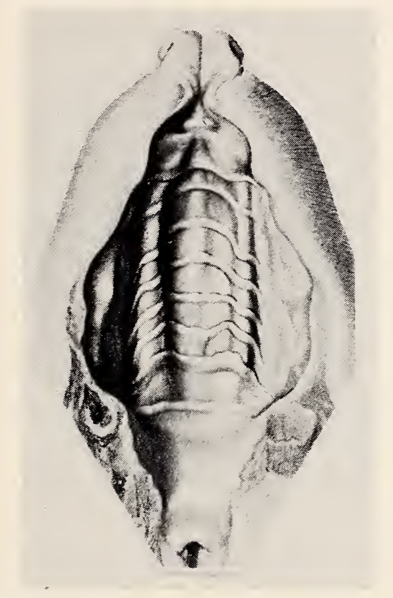


Abb. 6: *Dasyurus quoll* (aus Retzius)

Auf der von Retzius gegebenen Abbildung (Abb. 6) ist die relativ große und mit einem faltenartigen Bogen abschließende Region der Papilla palatina gut entwickelt. Es sind 8 gut ausgebildete Querfalten zu erkennen, sofern es sich bei der letzten um eine echte Falte und nicht um die Abschlußwölbung des harten Gaumens handelt. Die vorderen 4 Falten sind mit ihrer oberen schmalen Kante nach hinten, diejenigen der hinteren Falten mehr nach vorn gerichtet.

Die Zahl der Gaumenfalten wird von Sonntag (1921 b) mit 8 kompletten und 3 inkompletten Falten angegeben. Offenbar können also kleine Zwischenfalten auftreten, bei denen dahingestellt bleiben muß, ob sie als normale echte Falten oder papillenartige Bildungen zu werten sind.

Sarcophilus harrisi

Die Papilla palatina ist als kleine, bis zwischen die vorderen I reichende Erhebung zu erkennen. Eine Vorstellung der Fältelung des Gaumendaches gibt die von Sonntag (1921 b) seiner Arbeit beigegebene Abbildung. Es handelt sich um ein junges Exemplar, bei dem die Zahnreihen noch nicht voll entwickelt sind. Sonntag selbst gibt die Faltenzahl in seiner Tabelle mit

7 kompletten und 5 inkompletten an. Ich selbst möchte jedoch die ersten 3 papillenartigen in der Medianlinie befindlichen Erhebungen kaum als Falten ansehen. Die beiden hinteren inkompletten können vielleicht als zusätzliche Falten gedeutet werden. Ob die zwischen 5. und 6. und hinter der 7. Falte eingezeichnete kurze mediane Fältelung als echte Falte zu werten ist, muß dahingestellt bleiben. Bei Berücksichtigung dieser Auslegung dürfte beim Beutelteufel die Faltenzahl zwischen 7 und 9 liegen.

Myrmecobiidae

Myrmecobius fasciatus

Ein mir vorliegendes adultes Exemplar zeigt das in Abb. 7 wiedergegebene Faltenmuster. Es besitzt eine relativ hohe Zahl von Gaumenfalten, wobei man — wenn man schon mit Sonntag von kompletten und inkompletten Falten sprechen will — 10 nach beiden Seiten durchgehende und 4 auf die mittlere Partie des Gaumenfeldes sich beschränkende Falten unterscheiden kann. *Myrmecobius* gehört zu den Arten mit einem schlanken Kopf und einer langen, spitz auslaufenden Schnauze, worauf vielleicht die hohe Faltenzahl zurückgeführt werden könnte. Diese einseitig stark spezialisierte Art ist besonders Ameisen- und Termitenfresser mit lang vorstreckbarer Zunge und schwachen, rückgebildeten Zähnen.

Notoryctidae

Notoryctes typhlops

Das von mir untersuchte Exemplar zeichnet sich durch klaren Gaumenfaltenverlauf aus (Abb. 8). Unmittelbar hinter der Region der Papilla pala-

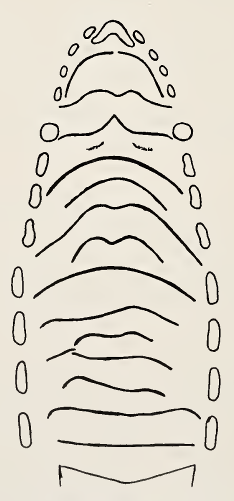


Abb. 7: *Myrmecobius fasciatus*

tina und die Papille selbst berührend, liegt die erste etwa in Höhe des kleinen Caninus ansetzende und stark konvex nach vorn gebogene Falte. Die 2. Falte nimmt einen ähnlichen Verlauf. Dahinter liegen noch 4 Falten, von denen die ersten beiden in der Mitte nach hinten eingeknickt, die beiden letzten in der Mitte getrennt sind, so daß hier eine kleine Furche entsteht. Die Abhandlung eines weiteren Exemplares von *Notoryctes typhlops* finde ich in einer Arbeit von F. E. Schulze (1916), in der er, ohne näher darauf einzugehen, auch die Gaumenfalten abgebildet hat. Trotz der nicht ganz leicht zu definierenden Faltenzahl sind doch mindestens 7 Falten zu erkennen, die sämtlich konvex nach vorn gebogen sind, und zwar die vorderen mehr, die hinteren weniger.

Die geringe Zahl von nur 6 bis 7 Gaumenfalten könnte im Zusammenhang mit der starken Verkürzung des Kopfes stehen (ebenso wie bei der vorhergehenden Art die Gaumenfaltenvermehrung mit der starken Streckung und Zuspitzung des Gesichtsschädels zusammenhängen könnte). Solche Erklärungen bleiben jedoch nur hypothetisch, und wir werden noch andere Beispiele kennenlernen, bei denen es trotz starker Streckung des Gesichtsschädels nicht zu einer Vermehrung der Gaumenfaltenzahl gekommen ist. *Notoryctes* hat sich an eine unterirdische und grabende Lebensweise angepaßt. Er ernährt sich, wie unsere *Talpa,* von Insektenlarven und Würmern.

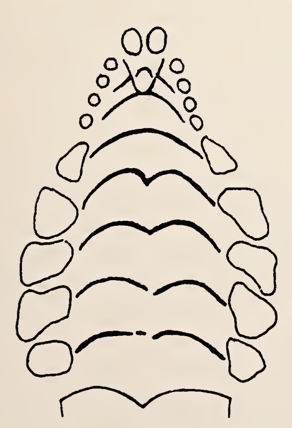


Abb. 8: *Notoryctes typhlops*

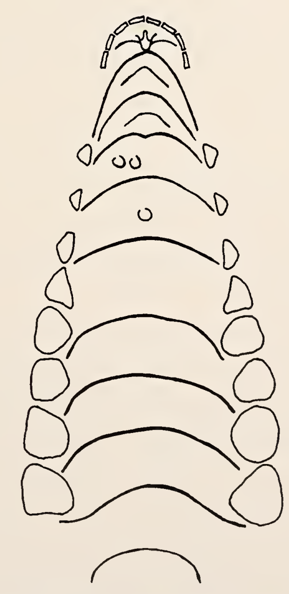


Abb. 9: *Perameles doregana*

Peramelidae

Perameles

Einen Vertreter der Beuteldachse, *Perameles obscura,* hatte bereits Sonntag untersucht und eine sehr hohe Zahl von Gaumenfalten angegeben. Er unterscheidet 11 komplette und 5 inkomplette Falten, wobei er möglicherweise die Aufwölbung des hinteren Abschlusses des knöchernen Gaumens, die durch eine entsprechende Knochenaufwölbung verursacht ist, und vielleicht auch den faltenförmigen Abschlußrand der Papillenregion mitgezählt hat.

Ein mir vorliegendes Exemplar von *Perameles doregana* läßt (Abb. 9) 9 nahezu gleichmäßig über den Gaumen verteilte durchgehende Falten erkennen, die zunächst stärker, aboralwärts zunehmend schwächer nach vorn konvex gebogen sind. Zwischen den ersten 3 Falten liegen 2 ebenfalls gekrümmte kurze papillöse Bögen, die als Zwischenfalte gedeutet werden könnten und von Sonntag als inkomplette Falten angesehen wurden. In den nächsten 2 Zwischenfeldern befinden sich einzelne rundliche Papillen, die ich nicht als Falten werte. Wir können also von 9 gut und scharf ausgeprägten durchgehenden und allenfalls von 2 inkompletten Falten sprechen. Immerhin bedeutet dies eine Faltenvermehrung z. B. gegenüber den Didelphiden, und entspricht der höheren Faltenzahl der Caenolestiden und Myrmecobiiden, wobei zu erwähnen ist, daß es sich auch bei *Perameles* wieder um Arten mit ausgesprochen langer, spitz auslaufender Schnauze handelt.

Die Beuteldachse haben eine insectivore und carnivore Lebensweise und suchen ihre Nahrung im und am Boden, den sie mit ihrer spitzen Schnauze durchwühlen. Daneben werden auch pflanzliche Stoffe aufgenommen.

Phalangeridae

Die Angehörigen der sehr formenreichen Familie der Phalangeriden sind vorwiegend Pflanzenfresser. Ihr Gaumenfaltenmuster ist wie bei den bisher behandelten Beutlern jedoch sehr einfach und primär geblieben.

Phalanger

Drei mir vorliegende Exemplare des Tüpfel-Kuskus, *Ph. maculatus,* haben einen sehr übereinstimmenden Faltenverlauf (Abb. 10). Sie lassen — in Übereinstimmung mit den Angaben von Sonntag (1921 b) — 8 durchgehende Falten erkennen, von denen die ersten 3 stärker konvex nach vorn gebogen sind und weiter auseinander stehen, während die hinteren nur im flachen Bogen verlaufen — teilweise in der Mitte leicht nach hinten eingeknickt — und der Abstand zwischen ihnen geringer ist. Zwischen den 3 ersten Falten befindet sich je eine knopfförmige Erhebung, und ferner sind die Zwischenfelder mit zahlreichen kleinen, z. T. in Reihen stehenden Papillen besetzt.



Abb. 10: *Phalanger maculatus*

Für *Ph. orientalis* gibt Sonntag 9 komplette und keine inkompletten Falten an.

Trichosurus vulpecula

Die von Sonntag und Retzius (= *Phalangista vulpina*) gegebenen Abbildungen des Gaumens lassen übereinstimmend 8 durchgehende Falten erkennen. Auch hier nimmt ihre konvexe Krümmung von vorn nach hinten ab, so daß die letzten 3 mehr oder weniger horizontal verlaufen. Ferner ist der Abstand zwischen den vorderen 4 größer als zwischen den hinteren. Kurze inkomplette Falten sind nicht vorhanden. Offenbar hat Sonntag in seiner tabellarischen Übersicht über die Gaumenfaltenzahl irrtümlich die Zahl der kompletten Falten mit 6 und der inkompletten mit 0 angegeben.

Petaurus

Für beide Arten, *sciureus* und *breviceps papuanus,* gibt Sonntag 8 komplette Falten ohne zusätzliche inkomplette an.

Pseudochirus peregrinus

Auf der von Sonntag gegebenen Abbildung sind 7 durchgehende, vorn stark konvex gebogene Falten zu erkennen. Die von dem Autor mit 8 angegebene Zahl kommt zweifellos dadurch zustande, daß wieder der bogenförmige Abschluß der Papillenregion mitgezählt wurde.

Phascolarctos cinereus

Der von Sonntag abgebildete Gaumen zeigt infolge Verwachsung der rechten Schenkel der 2. und 3. Falte ein etwas unsymmetrisches Muster. Ab-

gesehen von dieser kleinen individuellen Unregelmäßigkeit kann man in Übereinstimmung mit Sonntag von 9 kompletten Falten sprechen, von denen jedoch die 4 letzten in der Mitte eine kurze Unterbrechung zeigen. Besonders bemerkenswert ist, daß alle Falten, auch die vorderen, mehr oder weniger horizontal verlaufen, was vielleicht in ursächlichem Zusammenhang mit der Breitschnäuzigkeit der Art stehen könnte.

Phascolomyidae

Phascolomys ursinus

Nach einer von Herrn Prof. von Lehmann freundlicherweise angefertigten Zeichnung des Gaumens eines im Museum National d'Histoire Naturelle (Laboratoire d'Anatomie Comparée), Paris, befindlichen Exemplares sind 9 Falten vorhanden, von denen die 3 ersten als starke Wülste ausgebildet sind, die dahinterliegenden jedoch nur als schwächere Falten in Erscheinung treten. Von ihnen ist die erste (4.) Falte konkav, die übrigen konvex nach vorn gebogen.

Wombats haben eine rein herbivore Ernährungsweise, worauf allein schon das typische Nagergebiß hinweist.

Macropodidae

Die zur Familie der Känguruhs gehörenden, hier behandelten Arten sind sämtlich Pflanzenfresser und zeigen ebenfalls das primäre Faltenmuster. Jedoch sind die in der Literatur vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen (Schulze, Retzius, Sonntag) im einzelnen nicht immer klar zu deuten. Zu betonen ist, daß bei allen die Zwischenfelder zwischen den ersten 4 bis 5 Falten dicht mit feinen winzigen Papillen bedeckt sind, wie wir sie bereits bei einigen anderen Marsupialiern erwähnt haben.

Lagorchestes conspicillatus

Die mir in einem adulten weiblichen und einem jungen männlichen Exemplar vorliegende Art weist 8 Gaumenfalten auf. Hinter der im Gebiet der bogenförmig angeordneten Incisiven gelegenen Region der Papilla palatina (mit 2 schräg nach hinten gerichteten Ausläufern) liegt eine horizontal gestellte derbe Falte. Der Diastema-Raum wird von 2 mehr oder weniger stark konvex nach vorn verlaufenden Falten eingenommen. Zwischen den Backenzähnen liegen noch 5 Falten, von denen die beiden ersten horizontal, die beiden letzten einen nach vorn gerichteten stumpfen Winkel bilden.

Petrogale penicillata

Die von Retzius gegebene Abbildung läßt 2 scharf ausgeprägte, nach vorn konvex verlaufende, im Gebiet des Diastema liegende Falten erkennen. Davor befinden sich an den Gaumenseiten recht und links kurze Auf-

faltungen und getrennt von ihnen und etwas oralwärts gelegen ein medianer Wulst. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um eine nicht durchgehend ausgebildete vorderste Falte. Zwischen den Backenzähnen sind 5 horizontale Falten zu erkennen. Sofern die gegebene Deutung für die erste Falte zutrifft, würde die Gaumenfaltenzahl ebenfalls 8 betragen.

Onychogalea lunata

Auch für diese Art gibt Retzius ein Foto des Gaumenfaltenmusters, das dem von *Petrogale* auffallend ähnelt. Auch hier dürfen wir daher 8 Falten annehmen.

Thylogale brunii

Unmittelbar hinter den vorderen Incisiven befindet sich eine mit 2 seitlichen Ausläufern abschließende Verdickung. Es folgt eine zentral gelegene kleine Papilla, von der etwas abgesetzt 2 faltenartige in der Mitte sich berührende Erhebungen nach den Seiten verlaufen. Sofern man diese letzteren Gebilde als Falte ansieht, hätten wir wieder 3 das Diastema ausfüllende und etwas weiter voneinander entfernt stehende und 5 intermolare Falten. Der hintere Abschlußbogen des harten Gaumens wird nicht als Falte mitgezählt (Abb. 11).



Abb. 11: *Thylogale brunii*

Wallabia sp.

Ein mir vorliegendes Exemplar läßt deutlich 8 Falten erkennen, von denen die stärker konvex nach vorn gebogenen ersten beiden im Diastemaraum liegen.

Macropus

Sonntag gibt für *Macropus* („all species") 8 durchgehende Falten an. Diese Zahl dürfte auch für die von Schulze (1916) und Retzius untersuchten und abgebildeten Gattungsvertreter zutreffen, wobei allerdings wieder die erste Falte schwer zu deuten ist oder nur seitlich angelegt zu sein scheint. In jedem Fall dürften 5 intermorale Falten vorhanden sein. Die von Sonntag gegebene Zeichnung des Gaumens eines Beuteljungen von *Macropus benetti* zeigt deutlich die Anlage von 3 stark nach vorn gebogenen vorderen und 5 hinteren Falten.

Dendrolagus ursinus

Es liegt mir ein jüngeres Exemplar dieser Art vor. Das Gaumenfaltenmuster mit 8 Falten entspricht in der Aufteilung etwa dem von *Lagorchestes conspicillatus.*

Bettongia cuniculus

Das Bürstenkänguruh von Tasmanien läßt auf der von Retzius gegebenen Zeichnung 9 Gaumenfalten erkennen. Die ersten 3 sind sehr markant und nach vorn konvex gebogen, die 6 aboralwärts gelegenen haben einen horizontalen Verlauf.

Aepyprymnus rufescens

Für das Rattenkänguruh gibt Sonntag das Vorkommen von nur 7 kompletten Falten an.

Zusammenfassend können wir feststellen, daß alle untersuchten Beutler den einfachen, primären Typ des Gaumenfaltenmusters zeigen. Nur die Zahl der Falten schwankt zwischen 7—9. Nur *Notoryctes* hat 6 Falten. Vertreter mit langem Gesichtsschädel können zusätzliche Falten haben. Eine Anpassung an unterschiedliche Ernährung ist nicht zu erkennen.

INSECTIVORA

Ohne die von Thenius (1972) befürwortete Aufteilung der bisherigen Insectivoren in 3 Ordnungen, Zalambdodonta, Insectivora und Macroscelidea, ablehnen zu wollen, bringe ich hier lediglich die einzelnen Familien und verzichte auch auf die Einteilung in Überfamilien. Alle hier aufgeführten Gruppen haben wie die Marsupialier ein sehr einfaches, dem Primärtyp

zuzurechnendes Gaumenfaltenmuster, wobei es allerdings durch mediane Unterbrechung mancher Falten zu Differenzierungen kommen kann.

Die Insectivoren haben, wie ihr Name sagt, eine hauptsächlich insectivore oder ganz allgemein animalische Ernährungsweise, nur gelegentlich wird zusätzlich Pflanzenkost aufgenommen.

Tenrecidae

Die in ihrer Verbreitung auf Madagaskar beschränkten Tenreciden gehören zweifellos zu den ursprünglichsten Höheren Säugetieren, die der gemeinsamen Ahnengruppe am nächsten stehen. Sie zeigen den Primärtyp des Gaumenfaltenmusters sehr deutlich.

Tenrec ecaudatus

Zwei vorliegende Alkoholexemplare und die von Retzius gegebene Zeichnung stimmen in dem sehr profiliert hervortretenden Gaumenfaltenmuster überein (Abb. 12).

Fraglich könnte bleiben, ob die zwei an die rundliche, deutlich ausgeprägte Papilla palatina unmittelbar anstoßenden, sich berührenden, seitlich schräg nach hinten verlaufenden Leisten als echte und damit erste Falte, wie es zunächst den Anschein hat, zu werten sind. Wie bereits erwähnt, treten ähnliche, aber mit Sicherheit nicht als Falten anzusehende Gebilde oft auf. Auch die anschließend behandelten Verwandten von *Tenrec* lassen solche Bildungen in der Papillenregion vermuten. Die bei Retzius wiedergegebene Zeichnung zeigt klar die enge Verbindung dieser seitlichen faltenartigen Erhebungen mit der Papilla palatina, so daß ich nicht von einer Falte sprechen möchte. Retzius hat diese Bildungen mit folgenden Worten beschrieben: „Zu beiden Seiten der Papille liegt je ein dreiarmiger Wall, dessen mittlere Arme sich hinter der Papilla begegnen, während die beiden anderen nach vorn und hinten auslaufen" (p. 146).

Es wären somit in Übereinstimmung mit Retzius 8 von Zahnreihe zu Zahnreihe gehende echte Falten zu zählen, deren Kamm besonders bei den vorderen scharf ausgebildet und nach hinten gerichtet ist. Sie verlaufen konvex nach vorn gebogen, wobei von vorn nach hinten die Biegung flacher wird und bei den 3 hintersten Falten in der Mittellinie eine leichte Einknickung nach hinten erkennbar ist. Der harte Gaumen endet mit einer flachen Aufwölbung. Bemerkenswert und auch auf der Zeichnung von Retzius zu erkennen ist die Erscheinung, daß zwischen der 2. und 3. Falte eine kurze Zwischenfalte eingelagert ist und ferner zwischen sämtlichen Falten kleine Papillenerhebungen, z. T. in parallel zu den Falten verlaufenden Reihen angeordnet sind. Zwischen 1. und 2. und 3. und 4. Falte sind einige dieser Papillen etwas größer. Man könnte daher vermuten — und es hat geradezu den Anschein — daß sich aus solchen Reihen von Kleinstpapillen Zwischenfalten entwickeln.



Abb. 12: *Tenrec ecaudatus*

Der Tanrek hat einen besonders langen und spitz verlaufenden Gesichtsschädel, wodurch die Tendenz zur Bildung von zusätzlichen Falten zu erklären wäre.

Borstenigel sind Bodenbewohner und nähren sich von Würmern, Schnekken, Insekten und anderen Gliedertieren, die sie mit der Nase aufspüren und mit den Krallen der Vorderfüße aus dem Boden scharren.

Hemicentetes semispinosus

Zur Untersuchung standen 2 frische Alkoholexemplare zur Verfügung. Bei beiden ist die rundliche Papilla palatina mit jeweils 2 seitlich nach hinten gerichteten Anhängseln versehen, die nicht als Falte gezählt werden. In Höhe des Caninus und des ersten Prämolaren erheben sich 2 stark oralwärts gebogene Falten, denen aboralwärts 5 leichter konvex gewölbte, z. T. in der Mitte ein wenig nach hinten eingeknickte Falten folgen. Bei einem Exemplar sind von den zwei ersten Falten nur die beiden seitlichen Schenkel deutlich ausgebildet; die sie verbindende Mittellinie dagegen ist nur als ganz schwache Erhebung angedeutet. Im übrigen ist bei beiden Stücken das Muster gleich, und die Anzahl der Falten beträgt 7 (Abb. 13).

Oryzorictes tetradactylus

Ein zur Verfügung stehender Trockenschädel eines Reistanreks läßt nach Einweichung des Gaumens das Faltenmuster deutlich erkennen. Auch hier ist die Papilla palatina mit 2 seitlichen Fortsätzen versehen. Die Falten sind sämtlich durchgehend, die erste stark nach vorn gewinkelt, die hinteren da-

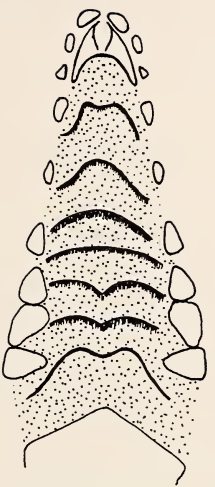


Abb. 13: *Hemicentetes semispinosus*

gegen zunehmend in flacherem konvexen Bogen verlaufend. Die Zahl beträgt wiederum 7.

Als Nahrung des Reistanreks werden Wirbellose und Kleinwirbeltiere, zum Teil aber auch pflanzliche Stoffe angegeben (Grzimek).

Limnogale mergulus

Zwei vorliegende Trockenpräparate lassen die vorderen Partien des Gaumens nur unklar erkennen. Jedoch dürfte die wie eine erste Falte erscheinende Erhebung mit den seitlichen Anhängen zum Papillarbereich gehören. Es sind 7 durchgehende, schwach konvex nach vorn gebogene Falten vorhanden. Außerdem findet sich bei einem Tier hinter der letzten Falte in Höhe des letzten Molaren je ein seitlich angelegter Faltenschenkel, was auf die bestehende Tendenz zur Bildung einer weiteren, 8. Falte deuten könnte.

Der Wassertanrek lebt, wie sein Name sagt, in feuchten Gebieten. Er jagt vor allem im Wasser, und zwar kleine Fische, Frösche, Krebse und Insekten.

Potamogalidae

Potamogale velox

Ein mir vorliegendes adultes Exemplar zeigt 7 durchgehende Falten, von denen die ersten 4 stark konvex nach vorn gebogen sind, die letzten 3 jedoch in der Mitte eine leichte Eindellung nach hinten erkennen lassen.

Micropotamogale lamottei

Bei einem jungen Exemplar, dem noch der letzte Molar fehlt, sind 6 deutliche Falten zu erkennen, von denen nur die 2 ersten völlig durchgehen, die

hinteren jedoch in der Mitte eine Umbiegung nach hinten und eine schwache Unterbrechung zeigen. Wahrscheinlich ist eine vor dem Abschluß des knöchernen Gaumens liegende kurze Auffaltung als etwas reduzierte 7. Falte zu werten.

Chrysochloridae

Chrysochloris asiatica

Für die Untersuchungen standen der Abguß eines Gaumens und 3 Alkoholpräparate zur Verfügung, die fast das gleiche Muster zeigen (Abb. 14). Die sehr deutlich ausgeprägte Papillarregion besteht aus der großen zentralen Papilla palatina; davor liegen 2 kleine rundliche Papillen, und seitlich setzt je eine weitere kleine Papille als rundliche Erhebung an. Die ersten 3 Gaumenfalten sind durchgehend, die nächsten beiden in der Mitte geteilt, jedoch stoßen die beiden Schenkel zusammen. Hinter diesen 5 Falten ist eine nur schwach angedeutete seitliche Erhebung zu erkennen, die als reduzierte 6. Falte angesehen werden kann. Möglicherweise ist im Anschluß daran noch eine undeutlich erkennbare Fältelung als Rest einer 7. Falte anzusehen. Wir finden also eine deutliche Tendenz zur Rückbildung der hinteren Falten, die mit der starken Verkürzung des Gesichtsschädels zusammenhängen könnte.



Abb. 14: *Chrysochloris asiatica*

Amblysomus hottentotus

Von den 7 vorhandenen Falten sind die 5 ersten durchgehend, die 6. ist nur durch 2 kleine zur Mitte hin gelegene Faltenstückchen angedeutet, und die 7. ist wieder gut ausgebildet, jedoch in der Mitte unterbrochen.

Die Goldmulle führen bekanntlich, ähnlich wie unser Maulwurf, eine unterirdische Lebensweise.

Solenodontidae

Solenodon paradoxus

Das eine mir zur Verfügung stehende Exemplar läßt unmittelbar hinter den 1. Incisiven eine als Papilla palatina zu deutende Erhebung erkennen. In einem größeren Abstand folgen, enger beieinanderstehend, 2 in der Mitte geteilte Falten. Die übrigen 6 Falten sind durchgehend, die hinteren in der Mitte etwas aboralwärts eingeknickt, im übrigen aber gleichmäßig über den Gaumen verteilt (Abb. 15). Insgesamt können wir also 8 Gaumenfalten feststellen, keine sehr hohe Zahl in Anbetracht der lang ausgezogenen Schnauzenpartie, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß diese Länge nicht zuletzt durch eine stark gestreckte Nasenpartie zustande kommt.

Die Schlitzrüssler müssen als seit langem isolierte, sehr einseitig spezialisierte Familie angesehen werden. Ihre Nahrung besteht hauptsächlich aus Insekten und anderem Kleingetier.

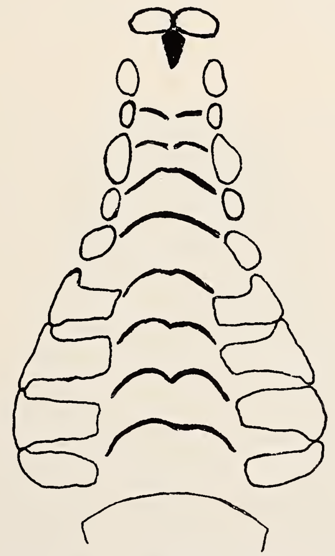


Abb. 15: *Solenodon paradoxus*

Erinaceidae

Podogymnura truei

Hinter der wenig deutlich erkennbaren Region der Papilla palatina zeigt der nach einem Alkoholpräparat eines Jungtieres gemachte Gaumen-

abdruck 9 gut ausgebildete, den ganzen Raum des harten Gaumens ausfüllende Falten. Sie verlaufen nach vorn konvex gebogen; nur die 5. und 6. Falte zeigen in der Mitte eine leichte konkave Einbuchtung. Die lang- und spitzschnäuzigen Haar- oder Rattenigel nähren sich ähnlich wie unser heimischer Igel hauptsächlich von Insekten, Würmern und kleineren Wirbeltieren.

Erinaceus europaeus

In der von Retzius gegebenen Beschreibung des Gaumens des *Erinaceus europaeus* tritt wieder die etwas problematische Frage zutage, welche Aufwölbungen als „echte" Falten zu zählen sind.

Retzius führt dazu aus, daß sich hinter der länglich ausgestreckten Papilla palatina ein dreieckiger Wulst befindet, „in dessen Mediallinie oft eine Furche vorkommt, welche ihn in zwei Seitenarme teilt. Dieser Wulst ist entweder als ein hinterer Randteil der Papillarregion oder als die oberste Leiste zu bezeichnen; in der Tat ähnelt er den Gaumenleisten. Dahinter folgen die eigentlichen, ausgebildeten Leisten, von denen man konstant 8, und wenn man die Schlußleiste des harten Gaumens auch mitzählt, 9 findet" (p. 147).

Wie schon früher begründet, wollen wir weder den bogenartigen Abschluß der Papillarregion noch die lediglich durch die Aufbiegung des



Abb. 16: *Erinaceus europaeus*

darunter liegenden Knochenrandes erzeugte Abschlußkante als echte Gaumenfalten mitzählen. So würden wir demnach die Faltenzahl der 6 von Retzius untersuchten Exemplare mit 8 bezeichnen. Diese Zahl entspricht auch meinen eigenen Feststellungen bei 2 frischtoten Igeln, bei denen im übrigen die gleichen Bildungen in der Papillenregion auftreten und ebenfalls auch die Abschlußwölbung der Gaumenplatte zu sehen ist. Erwähnt sei, daß Linton (1905) von 9 Falten beim Igel spricht, was darauf deuten läßt, daß er eine der beiden erwähnten Aufwölbungen als Falten mitgezählt hat.

Den Verlauf der Falten zeigt Abb. 16. Es sei noch speziell darauf hingewiesen, daß eine flache vertikale Mittelraphe zu erkennen ist. Die Falten, die sich an diese Mittellinie lehnen, werden dadurch gewissermaßen in jeweils einen rechten und einen linken Schenkel geteilt.

Hemiechinus auritus

Auch bei dem einen mir vorliegenden Exemplar eines Ohrenigels sind bei gleicher Beurteilung 8 Gaumenfalten vorhanden, von denen die ersten 3 ungeteilt sind. Die 1. und 3. verlaufen nach vorn leicht konvex, die 2. dagegen ist im medianen Bereich etwas konkav eingebogen. Die bei *Erinaceus* sehr deutlich ausgeprägte Raphe ist bei dem Exemplar von *H. auritus* nur schwach entwickelt, so daß die 5 hinteren Falten in der Mittellinie sich nicht oder doch kaum berühren.

Soricidae

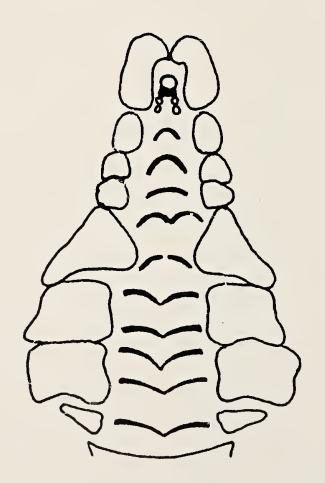
Bei den Spitzmäusen ist der Gesichtsschädel besonders verlängert und verschmälert, so daß der vordere Teil des Gaumens zwischen den hintereinanderstehenden Incisiven, den Caninen und den vorderen Prämolaren — soweit vorhanden — sehr schmal ist. Demzufolge ist auch der Raum für die Papillarregion sehr stark eingeengt und die sich gewöhnlich an die Papilla palatina anlehnenden rundlichen oder länglichen Aufwölbungen, wie wir sie bisher schon kennengelernt haben, stehen nicht seitlich, sondern sind nach hinten verlagert. Dies bringt mit sich, daß bisweilen nicht klar zu entscheiden ist, welche Erhebungen im vorderen verengten Teil des Gaumens schon als — bisweilen in der Mitte geteilte — kurze Falten oder noch als zur Papillenregion gehörende Höcker anzusehen sind. Ähnliche Zweifel hat Retzius, wenn er über *Sorex vulgaris* (= *Sorex araneus*) schreibt: „In dem engen Raume zwischen den beiden Zahnreihen erkennt man vorn eine ovale Papille, von deren hinteren Ende zwei paarige Höcker auslaufen; dann folgen wieder zwei etwas mehr in der Querrichtung gestellte Erhabenheiten; ob nun diese Höcker rudimentären vorderen Gaumenleisten entsprechen, ist schwer zu entscheiden. Erst hinter ihnen treten deutlich ausgebildete Gaumenleisten auf, und zwar in einer Anzahl, welche der bei *Talpa* vorhandenen gleichkommt, nämlich 8" (p. 146).

Glücklicherweise steht mir eine Reihe von Spitzmausarten zur Verfügung, von denen einige ein klares Faltenmuster erkennen lassen, das Rückschlüsse auf das Muster anderer Arten erlaubt. Danach dürften bei Soriciden 10 Falten die Ausgangszahl darstellen, wobei die von Retzius als „zwei mehr in der Querrichtung gestellten Erhabenheiten" bezeichneten Gebilde als Schenkel bzw. Reste der beiden ersten Falten anzusehen sind.

Bemerkenswert für wohl alle Soriciden ist, daß die zwischen den sehr großen und weit in das Gaumenfeld hineinreichenden letzten Prämolaren gelegene Falte — nach unserer Zählung ist es stets die 5. — infolge des verengten Raumes naturgemäß deutlich kürzer ist als die vorhergehende Falte und auch als die nachfolgenden, zwischen den Molaren liegenden Falten. Im einzelnen ergibt sich für die von mir untersuchten Gattungen und Arten das folgende, zum Teil etwas abweichende Bild des Gaumenfaltenmusters:

Crocidura

Bei 2 mir vorliegenden Exemplaren von *C. poensis* bilden die beiden ersten Falten je einen kleinen konvex nach vorn gerichteten Bogen. Wie Abb. 17 zeigt, sind insgesamt 10 Falten vorhanden. Bei dem einen Exemplar befinden sich jedoch zwischen vorletzter und letzter Falte einige nebeneinanderliegende papillenartige Erhebungen, die möglicherweise Vorstufen zur Bildung einer weiteren Falte sein könnten, wie wir dies bei einem von 2 Exemplaren von *Cr. flavescens* verwirklicht sehen, bei dem wir daher 11 Falten zählen.



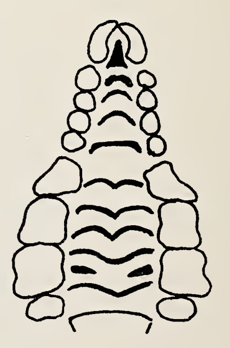


Abb. 17 (links): *Crocidura poensis*

Abb. 18 (rechts): *Sylvisorex granti*

Myosorex eisentrauti

Bei *Myosorex* ist der vordere Gaumenraum etwas breiter als bei anderen Arten. Demzufolge sind die Falten hier stärker ausgeprägt. Gehen wir zur allgemeinen Orientierung von der zwischen den beiden nach innen stehenden letzten Prämolaren liegenden verkürzten Falte aus, so liegen hinter dieser, also zwischen den 3 Molaren, 5 klar ausgebildete, und vor ihr 3 ebenfalls deutlich in Erscheinung tretende Falten. Zweifel bestehen nur, ob man die vor den 3 vorderen Falten gelegene bogenartige, in der Mitte unterbrochene Aufwölbung noch zur Papillenregion oder schon als erste Falte ansehen kann. Entscheiden wir uns für das letztere, so würde die Zahl der Gaumenfalten wieder 10 betragen.

Sylvisorex

Bei *S. granti* sind die beiden ersten Falten wieder als kleine durchgehende, konvex nach vorn verlaufende Bögen ausgebildet (Abb. 18). Zwei Exemplare von *granti* lassen 10 Falten erkennen, wobei die vorletzte Falte in der Mitte unterbrochen ist, bei dem einen Tier sogar die beiden Schenkel derselben nur sehr verkürzt ausgebildet sind.

Bei *S. morio,* von dem 15 Exemplare untersucht wurden, ist es zu einer Faltenvermehrung im hinteren Teil des zwischen den Molaren gelegenen Gaumenfeldes gekommen, und zwar auf insgesamt 11 oder 12 Falten. Während bei *S. granti* die letzte Falte in der Mitte zwischen dem vorletzten und letzten (kleinen) Molaren ansetzt, folgen bei *S. morio morio* noch 2 weitere Falten. Von ihnen setzt die letzte (12.) am Hinterrand des 3. Molaren an und bildet in der Mitte einen oralwärts gerichteten stumpfen Winkel, die 11. dagegen ist nur durch je einen seitlichen Schenkel angedeutet und quetscht sich zwischen die 10. und 12. Falte. Untermauert wird dieses Bild durch die Untersuchung von 10 Exemplaren der Nominatrasse. Bei 5 Exemplaren der Rasse *isabella* wurden dreimal 12, zweimal jedoch nur 11 Falten festgestellt, wobei die Zwischenfalte zwischen 10. und 12. Falte nicht zur Ausbildung gekommen ist.

Sorex

Die von Retzius gegebene Abbildung des Gaumens von *S. araneus* entspricht genau meinem eigenen Befund. Auf Grund der bei den oben besprochenen Arten gewonnenen Erkenntnis erscheint es berechtigt, die vor den 8 durchgehenden Falten liegenden 2 „Papillen"-Paare als reduzierte 1. und 2. Falten anzusehen, so daß wir insgesamt wieder auf 10 Falten kommen. Hinzugefügt sei lediglich folgende Feststellung von Retzius: „An zwei der hintersten Leisten sieht man eine Verdoppelung, da vor den eigentlichen Leisten noch je ein kleiner Wall vorhanden ist" (p. 146). In dem mir vorliegenden Präparat findet sich diese Erscheinung nur andeutungsweise bei der letzten Falte.

Das Gaumenfaltenmuster von *Sorex minutus* gleicht dem von *S. araneus*. Bei dem von mir untersuchten Exemplar zeigen (wie von Retzius für *S. araneus* angegeben) die beiden letzten Falten eine Längsspaltung, bzw. eine doppelte Oberkantenbildung.

Neomys fodiens

Auch ein frisch untersuchtes Exemplar der Wasserspitzmaus zeigt im wesentlichen das gleiche Muster wie *Sorex*, nämlich 10 Falten, wenn man die 2 papillenartigen ersten mitrechnet. Die 10., zwischen den letzten Molaren verlaufende, ist doppelrandig. Bei einem weiteren Alkoholexemplar ist letztgenannte Bildung nicht zu beobachten, hier verläuft die letzte Falte völlig glatt, jedoch zeigt die 3. Falte eine Unregelmäßigkeit, indem sie in 2 nicht ganz symmetrisch gelagerte Teilstücke auseinandergebrochen ist.

Die Befunde haben gezeigt, daß die Soriciden eine relativ hohe Faltenzahl mit einer Schwankungsbreite von 10—12 aufweisen.

Talpidae

Talpa europaea

Die Papillenregion geht hier stärker in die Breite, während sie bei den Soriciden mehr in die Länge gezogen ist. Sie besteht aus einer kleinen mittleren Papilla palatina, an die seitliche Höcker angrenzen. Der Verlauf der Gaumenfalten eines von mir untersuchten Stückes stimmt mit der von Retzius gegebenen Abbildung und Beschreibung im großen überein. Es sind 8 Gaumenfalten vorhanden, von denen die ersten 4 mit der Kante nach hinten gerichtet sind. Bei meinem Präparat sind im Gegensatz zu den Angaben von Retzius nur die 2 letzten Falten in der Mitte unterbrochen und die Falte 6 in der Mitte aboralwärts eingebogen.

Galemys pyrenaicus

Der Pyrenäen-Desman hat wie *Talpa* 8 Gaumenfalten. Bei den 2 untersuchten Exemplaren ist die erste in der Mitte unterbrochen und ihre beiden Schenkel relativ kurz. Es folgen 4 durchgehende und in der Mitte leicht nach hinten eingebogene und 3 ebenfalls durchgehende mehr oder weniger horizontal verlaufende Falten (Abb. 19).

Macroscelididae

Elephantulus

Das Gaumenfaltenmuster der untersuchten Vertreter der Gattung *(vandami, rupestris, rozeti, brachyrhynchus* und *intufi)* sind so weitgehend übereinstimmend, daß eine gemeinsame Abhandlung genügt. Die Papillarregion besteht, soweit die zur Verfügung stehenden Trockenpräparate erkennen lassen, aus einer länglichen medianen Papille, von der nach beiden Seiten

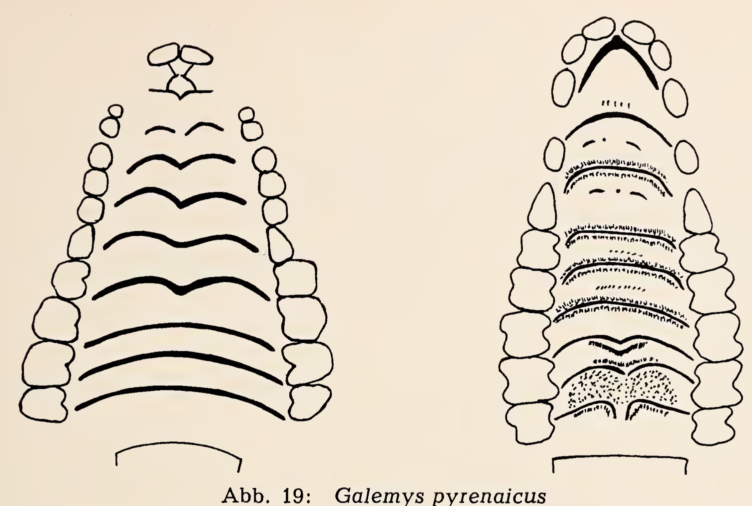


Abb. 19: *Galemys pyrenaicus*

Abb. 20: *Elephantulus rupestris*

je ein bogenförmig verlaufender langer Schenkel ausgeht. Die 8 vorhandenen Falten stehen im vorderen Gaumenteil meist weiter voneinander entfernt als zwischen den Backenzähnen; sie verlaufen vorn stärker, hinten schwächer konvex nach vorn gebogen. Die letzte Falte ist in der Mitte geteilt, und ihre beiden Schenkel sind hier scharf nach hinten umgebogen. Zwischen den Falten und mit ihnen parallel verlaufend finden sich kleine papillenartige Höcker, wie wir sie ähnlich bei Marsupialiern und anderen Formen bereits kennengelernt haben.

Als Beispiel des Gaumenfaltenverlaufs ist in Abb. 20 der Gaumen von *Elephantulus rupestris* gezeigt.

Rhynchocyon sp.

Für die Untersuchung stand ein sehr junges Exemplar zur Verfügung, bei dem der Durchbruch der Zähne noch nicht richtig erfolgt ist. Die Papilla palatina tritt als längliche, quer zum Gaumen gerichtete Erhebung mit seitlichen, etwas bogenförmig verlaufenden Anhängen hervor. Die Zahl der Gaumenfalten beträgt 8, die sich im flachen Bogen über den Gaumen spannen. Auch bei *Rhynchocyon* ist die letzte Falte in der Mitte unterbrochen. Die Falten treten sehr scharf hervor, die Ränder der 4 letzten Falten zeigen eine deutliche Wellung oder Zähnelung.

Die Teilung der letzten Falte in zwei seitliche Schenkel kann als eine gewisse Differenzierung des einfachen Primärmusters angesehen werden.

TUPAIIFORMES

Tupaiidae

Die Tupaias werden hier als eigene Ordnung angeführt, ohne auf verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Ordnungen einzugehen. Sie gehören mit zu den primitivsten rezenten Placentaliern. Entsprechend ist auch ihr Gaumenfaltenmuster vom einfachen Primärtyp.

Die Nahrung der Spitzhörnchen ist pflanzlicher und tierischer Art.

Tupaia belangeri

Auf den mir zur Verfügung stehenden Gaumen-Fotos von 4 Exemplaren von *T. belangeri* sind 7 scharf ausgeprägte Falten zu erkennen, wobei die unmittelbar hinter der Papillenregion gelegene Auffaltung nicht als Abschlußrand der genannten Region, sondern in Übereinstimmung mit Schultz (1958) als „echte" Falte angesehen wird. Die vorderen Falten haben eine scharfe Oberkante. Der Verlauf der Falten ist folgender (Abb. 21): Hinter der deutlich ausgeprägten Papillenregion setzt zwischen dem 2. I und C die erste Falte an, die stark konvex nach vorn gebogen ist und in der Mitte an die Papillarregion stößt. Die 2., ebenfalls im steilen Bogen verlaufende Falte liegt seitlich zwischen C und 1. Prämolar (P^2). Die folgenden 5 Falten sind schwächer konvex gebogen und die hintersten sogar in der Mitte zunehmend nach hinten eingeknickt. Die 3. Falte setzt in der Höhe des



Abb. 21: *Tupaia belangeri*

2. Prämolaren (P^3), die 4. bis 7. jeweils in Höhe des nachfolgenden Zahnes an, also des 3. Prämolaren, des 1., 2. und 3. Molaren. Der faltenartig verlaufende Abschlußwulst des harten Gaumens entspricht der Aufwölbung des Knochenrandes des harten Gaumens. Er ist nicht als echte Gaumenfalte zu werten. Die von Schultz gegebene Abbildung läßt erkennen, daß die 1. und 2. und die 6. und 7. Falte in der Mitte unterbrochen sind. Diese Trennung in 2 Schenkel ist bei den 4 mir vorliegenden Fotos allenfalls bei der letzten Falte andeutungsweise zu erkennen. Im übrigen aber sind die Falten durchgehend. Es mag also eine geringe individuelle Variation bezüglich dieses Merkmals vorkommen, vielleicht der Beginn zu dem bei den Primaten deutlich werdenden Trend zur medianen Unterbrechung der Falten und damit zur Bildung einer Längsfurche.

PRIMATES

(PROSIMIAE)

Die Gaumenfalten der Halbaffen repräsentieren im allgemeinen den primären Typ, und das Muster entspricht dem der primitiven Marsupialier und Insectivoren. Allerdings macht sich eine Differenzierung dadurch bemerkbar, daß besonders die hinteren Falten oft nicht durchgehend, sondern in der Mitte unterbrochen sind, wodurch eine mediane Rinne entsteht.

Wir stützen uns im folgenden im besonderen auf die Ausführungen von Schultz (1949, 1958), der zahlreiche Primaten untersuchen und untereinander vergleichen konnte. Gewisse Unterschiede bezüglich der Zahl der Gaumenfalten zu meinen eigenen Beobachtungen ergeben sich, wie schon mehrfach angeführt, durch abweichende und oft schwierige Beurteilung der ersten, bisweilen aber auch der letzten Auffaltung des Gaumenepithels.

Die Ernährung der Halbaffen ist omnivor.

Lemuridae

Lemur

In Übereinstimmung mit den Angaben von Schultz (1949) zeigt das von mir untersuchte Jungexemplar von *L. catta* 7 gut ausgebildete Falten. Die ersten 3 sind durchgehend und in der Mitte nach hinten eingeknickt, die übrigen 4 sind in der Mitte unterbrochen und aboralwärts umgebogen.

Für *Lemur macaco* gibt Retzius ebenfalls 7 Falten an. Es können jedoch nach Schultz innerhalb der Gattung auch 8 Falten vorkommen.

Microcebus murinus

Abb. 22 zeigt das markant ausgebildete Gaumenfaltenmuster eines von mir untersuchten Exemplares von *M. murinus* mit 7 Falten, wobei zu bemerken ist, daß von dem Caninus angefangen jedem Zahn eine Falte zuzuordnen ist. Die ersten 5 sind durchgehend, die letzten 2 unterbrochen. Nicht mitgezählt ist der wie eine durchgehende Falte wirkende Abschlußwulst des harten Gaumens. Es scheint mir dagegen berechtigt, die zwischen den Canini liegende Auffaltung als „echte" Falte anzusehen, die an die kleine rundliche Papilla palatina angrenzt.



Abb. 22: *Microcebus murinus*

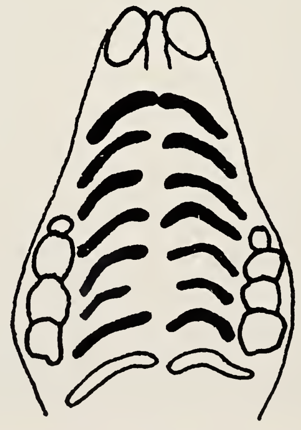


Abb. 23: *Daubentonia madagascariensis* (nach Schultz)

Daubentoniidae

Daubentonia madagascariensis

Nach den Angaben von Schultz (1958) hat das Fingertier 7 (bis 8) gut ausgeprägte Falten. Die beigegebene Zeichnung (Abb. 23) läßt erkennen, daß die Schenkel der ersten Falte zusammenstoßen, die der übrigen Falten in der Mitte durch mehr oder weniger weite Zwischenräume getrennt sind. Ob die letzte, am Rand des harten Gaumens gelegene Auffaltung eine echte Gaumenfalte ist, muß bezweifelt werden (daher in Abb. 23 nur im Umriß gezeichnet).

Lorisidae

Loris tardigradus

Ein von mir untersuchtes Exemplar hat in Übereinstimmung mit den Angaben von Retzius und Hill (1955) 4 vordere durchgehende und 3 hintere, in der Mitte durch eine Furche mehr oder weniger unterbrochene Falten. Die Falten 1 bis 3 verlaufen leicht konvex nach vorn, die 4. ist in der Mitte leicht nach hinten eingeknickt, und die Schenkel der Falten 5 bis 7 sind in der Mitte nach hinten umgebogen.

Nycticebus coucang

Bezüglich der Zahl und Ausbildung der Gaumenfalten stimmt diese Art mit der vorhergehenden überein.

Perodicticus potto

Für den Potto gibt Schultz (1949) nur 6 Falten an, wobei er die faltenartige Aufwölbung am Hinterrand des harten Gaumens nicht als Falte mitrechnet. Daß bei einem 2. von mir untersuchten Exemplar die beiden letzten Falten nur als seitliche kurze Schenkel angelegt sind, deutet auf die Tendenz zur Reduzierung der Gaumenfaltenzahl, die, wie wir bei den höheren Primaten sehen werden, allgemein im aboralen Gaumenteil beginnt.

Galagidae

Galago

Bei *Galago senegalensis,* von dem ich 3 völlig übereinstimmende Exemplare untersuchte, beträgt die Gaumenfaltenzahl nur 5 (Abb. 24); würde man den hinteren faltenartigen Abschlußbogen der Papillarregion hinzurechnen, wäre sie mit 6 anzunehmen, entspräche aber noch keineswegs der von Schultz (1949) angegebenen Zahl 7. Dies mag darauf beruhen, daß die faltenartige Aufwölbung am Abschluß des harten Gaumens, die ganz offensichtlich durch den wulstigen knöchernen Abschlußrand zustande kommt, von Schultz mitgerechnet wurde. Erwähnt sei, daß der sich anschließende weiche Gaumen mit zahlreichen kleinen Papillen besetzt ist.



Abb. 24: *Galago senegalensis*

Zwei von mir untersuchte Gaumen von *Galago crassicaudatus* lassen das gleiche Faltenmuster wie *senegalensis* erkennen. Damit hat *Galago* die niedrigste Zahl der Gaumenfalten bei den Prosimiern.

Tarsiidae

Tarsius

Wie bereits von Schultz (1949, 1958) hervorgehoben und durch eine beigefügte Abbildung veranschaulicht wurde, zeichnet sich *Tarsius* durch höhere Faltenzahl aus, indem zwischen den vollständigen Falten noch kurze Fältchen oder Bruchstücke von Falten eingeschoben sind. Bei 3 untersuchten Exemplaren kommt Schultz unter Mitberücksichtigung der Teilstücke auf 11 Falten. Hill (1955) unterscheidet 7 Hauptfalten, die die Gaumenpartie hinter der etwa dreieckig gestalteten Papillenregion zwischen C und M^3 bedecken, und 4 zusätzliche kürzere und niedrigere Falten. Er stützt sich dabei auf Angaben von Burmeister und Schultz, die *T. syrichta fraterculus* untersucht haben, und auf seine eigenen Feststellungen an *T. syrichta carbonarius* und *T. bancanus borneanus*.

Meine eigenen Untersuchungen lassen eine stärkere individuelle Variation bezüglich der Faltenzahl erkennen. Ein mir im Abguß vorliegender Gaumen von *T. syrichta* zeigt das in Abb. 25 wiedergegebene Faltenmuster. Es muß wie bei *Galago* in Frage gestellt werden, ob die am Ende von M^3 ansetzende faltenartige Aufwölbung wirklich als echte Falte zu zählen ist oder nur wieder durch die darunterliegende Abschlußkante des knöchernen Gaumens verursacht wird. Zählen wir diese Bildung als Falte mit, wie es



Abb. 25: *Tarsius syrichta*

die genannten Autoren getan haben, so kommen wir auf 10 Falten mit folgender Anordnung: Am Hinterrand der Caninen und in Höhe der 1. und 2. Prämolaren setzt je eine durchgehende, etwas nach vorn konvex gebogene Hauptfalte an. Von der Mitte des 3. Prämolaren geht eine mehr horizontale, aber in der Mitte geteilte Falte aus, die ich ebenfalls als Hauptfalte bezeichnen möchte. Zwischen dem 3. Prämolaren und 1. Molaren, ferner in Höhe des 1. und 2. Molaren liegen je eine wiederum durchgehende, aber mehr konkav verlaufende Hauptfalte. Dazu kommt die fragliche im Ende des 3. Molaren befindliche durchgehende Falte. Mit ihr wären es insgesamt 8 Hauptfalten. Zwischen der 3. und 4. und zwischen der 4. und 5. Hauptfalte sieht man kleinere unregelmäßige Faltenstücke; betrachtet man diese Bruchstücke als 2 zusätzliche Falten, so würde man, wie erwähnt, von 10 — oder bei Auslassung der fraglichen Abschlußfalte — von 9 Falten sprechen können. Es fehlen die kleinen Faltenbrocken, die in der von Schultz gegebenen Abbildung zwischen der 2. und 3. Falte liegen.

Zwei mir vorliegende Stücke von *T. bancanus* bestätigen die Annahme einer stärkeren Variation. Eines von ihnen hat 8 vollständige Falten, ferner ein zwischen 3. und 4. gelegenes kurzes, nicht bis zu den Zahnreihen reichendes Faltenstück und 2 Faltenbröckchen. Das 2. Stück hat ebenfalls 8 vollständige und 3 nur in der Mitte des Gaumens liegende kürzere Falten, außerdem einige papillenartige Erhebungen.

Schultz (1949) schreibt über die durch die höhere Faltenzahl bedingte Sonderstellung des Faltenmusters bei *Tarsius:* „This condition must be regarded as an evolutionary specialization and as one of the many features peculiar to *Tarsius*" (S. 49). Dieser Schlußfolgerung können wir ohne Bedenken zustimmen und dürfen wohl annehmen, daß *Tarsius* auf eine lange Eigenentwicklung zurückblicken kann und eine Sonderstellung gegenüber anderen Prosimiern einnimmt. Die Abtrennung der Superfamilie Tarsioidea erscheint daher als durchaus berechtigt.

Es sei erwähnt, daß die Koboldmakis hauptsächlich animalische Kost in Form von Gliedertieren und kleinen Wirbeltieren zu sich nehmen; unter anderem fangen sie auch Krebse und Fische.

SIMIAE

(Platyrrhina)

Callithricidae

Schultz (1949) weist darauf hin, daß das Gaumenfaltenmuster der Krallenäffchen weiter entwickelt ist als das vieler Halbaffen. Er sagt: „In general it appears that in the marmosets and tamarins the palatine ridges, though large and conspicuous, are less primitive than in the prosimians, inasmuch as they have become reduced in number and tend to leave the most aboral part of the hard palate unoccupied" (S. 51). Außerdem fällt die Teilung der hinteren Falten in 2 seitliche Schenkel auf.

Die Ernährungsweise der Krallenäffchen ist omnivor.

Callithrix

Ein mir vorliegender Gaumenabguß von *C. aurita* läßt eine relativ große Papillenregion mit seitlichen Ausläufern und bogig verlaufendem Hinterrand erkennen. Es folgen 5 mehr oder weniger stark konvex nach vorn gebogene Falten, von denen die 3. in der Mitte nach hinten eingeknickt ist und die beiden letzten in der Mitte geteilt sind. Die 5. Falte setzt am Vorderrand des letzten Molaren an.

Linton, der als erster die Gaumenfalten von *C. jacchus* beschrieb, gibt ihre Zahl mit 6 an, ebenso später Schultz (1949). Retzius zählt dagegen nur 5 Falten. Es ist anzunehmen, daß bei Angabe von 6 Falten der von uns nicht als Falte angesehene bogenförmige Hinterrand der Papillenregion mitgezählt wurde.

Leontideus rosalia

Nach Schultz (1949) beträgt die Gaumenfaltenzahl ebenfalls 5. Sämtliche Falten sind, wie die Abb. 26 zeigt, kräftig ausgebildet; die erste ist durchgehend, die übrigen sind nach hinten zunehmend durch eine breite Furche in 2 Schenkel geteilt. Die 5. Falte setzt seitlich in Höhe des 1. Molaren an.



Abb. 26: *Leontideus rosalia* (nach Schultz)

Oedipomidas geoffroyi

Für *O. geoffroyi* gibt Schultz (1949) wiederum 5 Falten an, die in ihrem Verlauf weitgehend mit der vorhergehenden Art übereinstimmen. Bei einem Exemplar von *O. oedipus* fand ich die gleiche Zahl. Außer der ersten sind die Falten in der Mitte unterbrochen.

Cebidae

Bei den Kapuzinerartigen ist die Faltenzahl relativ hoch, doch machen sich im Gaumenfaltenmuster bisweilen Unregelmäßigkeiten bemerkbar, und zwar durch unsymmetrische Anordnung auf beiden Seiten, durch Faltengabelungen und Zerfall in Teilstücke. Infolgedessen haben wir eine starke individuelle Variation. Meist, aber nicht immer, sind die Falten in der Mitte geteilt. Außer den von mir selbst untersuchten Stücken können wir wieder die Abbildungen von Schultz zugrunde legen.

Die Kapuzinerartigen sind wie die Krallenaffen omnivor.

Cebus

Ein mir vorliegendes junges Exemplar von *C. albifrons* hat noch ein auffallend symmetrisches Muster auf beiden Seiten. Hinter der Papillarregion



Abb. 27: *Cebus albifrons* (Abguß)

sind 9 leicht konvex nach vorn gebogene und geteilte Falten zu zählen, von denen die Schenkel der hinteren in der Mitte leicht aboralwärts umgebogen sind (Abb. 27). Die 9. ist am Rande etwas gewellt. Ein weiteres von mir untersuchtes Exemplar von *C.* sp. hat ebenfalls 9 in der Mitte geteilte symmetrisch verlaufende Falten. Ein von Schultz abgebildeter Gaumen von *C. capucinus* zeigt zwar ein regelmäßiges Muster, aber nur 8 in der Mitte unterbrochene Falten, während ein vom gleichen Autor abgebildeter Foetus einige beiderseits unsymmetrisch verlaufende Falten erkennen läßt. Die Anzahl der Falten schwankt nach Schultz zwischen 8 und 9.

Saimiri oerstedi

S. oerstedi hat nach Schultz 7 Falten, von denen die Schenkel der vordersten sich in der Mitte berühren bzw. ineinander übergehen, während die hinteren geteilt sind (Abb. 28).

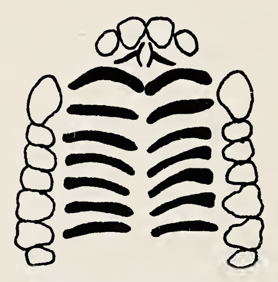


Abb. 28: *Saimiri oerstedi* (nach Schultz)

Aotes trivirgatus

Schultz gibt für diese Art ebenfalls 7 Falten an. Die gleiche Zahl konnte ich bei einem Neugeborenen feststellen.

Callicebus leucometopa

Ein Gaumenabguß von *C. leucometopa* läßt 7 besonders im hinteren Gaumenteil deutlich ausgeprägte, jedoch unsymmetrisch verlaufende Gaumenfalten erkennen. Sie sind außer der vordersten sämtlich in der Mitte unterbrochen.

Pithecia monacha

Ein Exemplar hat 7 Falten, die sämtlich in der Mitte unterbrochen sind.

Lagothrix lagothricha

Die von Schultz (1949) gebrachte Zeichnung von *L. lagothricha* zeigt ein unsymmetrisches Faltenmuster mit seitlichen Faltengabelungen und kleinen, unregelmäßig verteilten Faltenstückchen. Die Faltenzahl kann mit 8 bis 9 angegeben werden.

Ateles

Die Faltenzahl schwankt nach Schultz (1949) zwischen 7 und 9. Das Muster ist bei den untersuchten Arten *geoffroyi paniscus* und *grisescens* meist unsymmetrisch.

Alouatta

Die Brüllaffen haben mit einer Schwankungsbreite von 9 bis 11 Falten die höchste Zahl von allen bisher untersuchten Neuweltaffen.

Über beide letztgenannten Gattungen schreibt Schultz (1949): „In howler and spider monkeys *(Alouatta* and *Ateles)* the ridge pattern tends to be especially complicated and variable, a condition which undoubtedly represents an evolutionary spezialization and which does not exist among the other, lower primates discussed so far. It is of interest to note here the partly fused, forked, and broken ridges are not limited to postnatal stages, but exist already in fetal life" (p. 51).

(Catarrhina)

Die Ernährung besteht aus Pflanzenstoffen der verschiedensten Art, aber auch aus animalischer Kost. Manche Arten sind sehr spezialisiert, wie z. B. die Colobidae auf Blätternahrung.

Cercopithecidae

In der Familie der Meerkatzenartigen sind die Kanten der Falten mehr abgerundet. Ihre Zahl variiert nicht nur innerhalb der Gattungen und Arten, sondern auch individuell. Neben Mustern, die ganz symmetrisch auf beiden Seiten verlaufen, findet sich häufig eine gestörte Anordnung, indem vor allem im hinteren Gaumenteil Falten aufgelöst, zusammengewachsen oder gegabelt sind. Meist sind die Falten in der Mitte unterbrochen, so daß eine Längsfurche entsteht. Es kommt aber auch vor, daß sich innerhalb einer Art durchgehende Falten finden, und dies besonders im vorderen Gaumenfeld.

Wir stützen uns vor allem wieder auf die Ausführungen und Abbildungen von Schultz (1949, 1958), da mir selbst nur wenige Formen für eigene Beobachtungen zur Verfügung standen.

Macaca

Ein mir vorliegender Gaumen einer Totgeburt von *Macacus mulatta* zeigt einen völlig unregelmäßigen Verlauf mit teils durchgehenden, teils unterbrochenen und unsymmetrisch verteilten Falten und Faltenstückchen, so daß die Faltenzahl nur annähernd mit 8 angegeben werden kann. Die von Schultz gegebenen Abbildungen lassen neben recht symmetrischen ebenfalls unsymmetrische Muster erkennen. Meist wurden 8 Falten gezählt, vereinzelt auch 7 oder 9. Auch Retzius gibt 8 Falten an.

Papio

Ein von mir untersuchtes Exemplar (Neonat) von *Papio* sp. läßt 10 Falten erkennen, die rechts und links einen sehr unterschiedlichen Verlauf zeigen.

Für *P. cynocephalus* gibt Schultz 9 Falten an, die sämtlich in der Mitte scharf und weit aboralwärts umgebogen sind, wobei jedoch die Schenkel der ersten 4 noch zusammenhängen und nur die 5 hinteren getrennt sind (Abb. 29). Die gleiche Zahl nennt er für einen jungen *Papio hamadryas*. Bei einem jungen *Papio papio* zählte Schultz rechts 11, links 10 Falten. Retzius gibt für *Papio cynocephalus* 10 Falten an, „von denen die beiden vorder-



Abb. 29: *Papio cynocephalus* (nach Schultz)

sten vorn ununterbrochen, die 3. und 4. durch eine feine mediane Furche, und alle die übrigen hinteren durch einen größeren Raum in 2 Seitenarme geteilt sind. Die 3 oder 4 vordersten verlaufen mehr gerade der Quere nach mit Umbiegung der äußeren Enden. Die folgenden haben die medialen Enden ihrer Seitenarme immer mehr nach hinten gedreht; die Seitenarme der mittleren sind am meisten gebogen, die Konvexität nach vorn. Die äußeren Enden der walzenartigen Leisten erreichen nicht die Zähne, sondern endigen am Zahnwall, ziemlich weit von den Zähnen. Die vorderen und mittleren Leisten sind kräftiger als die hintersten, welche mehr rudimentär sind" (p. 157—158).

Cercocebus

C. torquatus (= aethiops) hat nach Schultz 8 Gaumenfalten. Die von ihm gebrachte Abbildung läßt erkennen, daß sämtliche in der Mitte geteilt sind.

Erythrocebus patas

Nach Schultz hat die Art nur 7 Gaumenfalten, die auf beiden Seiten unsymmetrisch verlaufen.

Cercopithecus

Ein von mir untersuchter weit entwickelter Embryo von *C. nictitans* hat 6 symmetrisch angelegte Falten. Für ein junges Exemplar von *C. mona* gibt Schultz ebenfalls 6, für ein 2. rechts 8, links 7 Falten an. Über die Faltenzahl bei der Art *C. aethiops (= callitrichus)* schreibt Schultz (1958): „Among 13 *Cercopithecus callitrichus* it was bilaterally 8 in 7 instances, 9 in 3 instances, 7 in 2 instances and once 8 on one side and 9 on the other" (p. 130). Eine gewisse individuelle Variation ist also vorhanden.

Colobidae

Presbytis

Bei den von Schultz (1949) untersuchten Arten *rubicunda, entellus* und *germaini (= cristatus germaini)* schwankt die Faltenzahl zwischen 6 und 8. Die Falten reichen nicht so weit aboralwärts wie bei den Cercopithecidae.

Nasalis larvatus

Schultz (1949) gibt die Zahl der sämtlich in der Mitte unterbrochenen Falten mit 7 an. Die Abbildung eines von mir untersuchten etwa halbwüchsigen Exemplares zeigt, wie unregelmäßig die Falten verlaufen können (Abb. 30). Vorn sind die flach gewölbten Falten noch relativ gut ausgebildet, im hinteren Gaumenbereich dagegen sind sie nur sehr verschwommen.

(Hominoidea)

Die Falten werden zunehmend flacher und reichen nur bis in die mittlere Gaumenregion. Die Zahl der Falten schwankt erheblich. Ihr Verlauf ist



Abb. 30: *Nasalis larvatus*

meist unsymmetrisch und die individuelle Variation ist relativ hoch. Dies alles läßt darauf schließen, daß die Falten keine besondere Funktion mehr haben.

Hylobatidae

Hylobates

Schultz (1949) fand bei den von ihm untersuchten Gibbons (*H. lar* und *moloch*) nur gelegentlich ein symmetrisches Faltenmuster, häufiger jedoch ein sehr unregelmäßiges. Die Zahl der Falten schwankt von 7 bis 10, im Durchschnitt 8,5 (nach Schultz, 1958), wobei die Anzahl 7 nur bei einem Exemplar auf der einen Seite festgestellt wurde, auf der anderen dagegen 9. Dazu ist allerdings zu sagen, daß es oft schwer ist, bei Auftreten von Faltenstückchen die genaue Faltenzahl festzustellen. Abb. 31 zeigt das von Retzius übernommene Gaumenfaltenmuster von *H. lar*.

Bei einem von mir untersuchten Mischling der beiden Rassen *H. l. lar* x *H. l. pileatus* wurden jederseits etwa 9 Falten gezählt.

Pongidae

Pongo pygmaeus

Nach den Angaben von Gegenbaur, Retzius und vor allem Schultz (1949) unterliegt das Gaumenfaltenmuster einer sehr starken individuellen Variation. Dies bezieht sich sowohl auf den Grad der aboralen Ausdehnung der Falten auf dem Gaumen, auf die Anordnung und Zahl der Falten und auf die Bildung einer Mittelfurche infolge Auflösung in 2 Schenkel. Der von

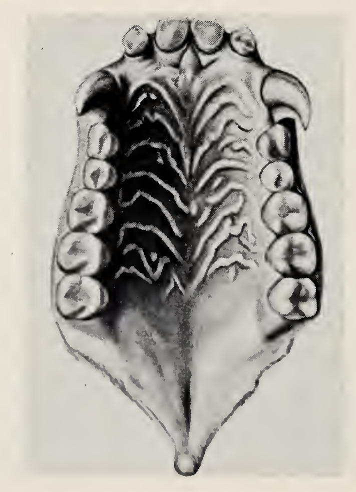


Abb. 31: *Hylobates lar* (aus Retzius)

Gegenbaur abgebildete Gaumen zeigt ein bis zum letzten Molaren reichendes Faltenmuster; die Falten selbst sind nur im vorderen Gaumenteil infolge Verästelung und Verwachsung unsymmetrisch, im hinteren Teil dagegen auf beiden Seiten nahezu regelmäßig und durchgehend. Die 4 von Schultz (1949) abgebildeten Gaumen lassen eine deutliche Mittelfurche und eine sehr asymmetrische Anordnung erkennen. Nach ihm schwankt die Faltenzahl zwischen 6 und 10 und beträgt im Mittel 7,7. Bei einem von mir untersuchten Jungtier ist das Muster völlig irregulär; die Falten selbst sind zwar sehr dünn, aber treten deutlich in Erscheinung (Abb. 32).



Abb. 32: *Pongo pygmaeus* (Abguß)

Gorilla gorilla

Beim Gorilla reichen die Falten nach Schultz (1949, 1958), der sich auf 13 teils selbst untersuchte, teils in der Literatur behandelte Exemplare stützt, am wenigsten weit nach hinten. Die Zahl schwankt zwischen 3 und 10 (Mittel 7,8). Die Falten zeigen Verästelungen, Auflösungen in Teilstücke oder Verschmelzungen. Ein mir vorliegendes junges Exemplar läßt etwa 8 Falten erkennen. Außerdem sieht man die Anlage zu einer medianen Raphe, wie sie auch einige von Schultz abgebildete Gaumen erkennen lassen. Bei einem weiteren von mir untersuchten etwa 5jährigen Exemplar bildet das Faltenmuster ein relativ symmetrisches Bild mit nur einigen Faltenverzweigungen (Abb. 33). Die hinteren Falten sind scharf nach hinten gebogen, die letzten verschwinden mehr und mehr.



Abb. 33: *Gorilla gorilla*



Abb. 34: *Pan troglodytes*

Pan troglodytes

Von Schultz (1958) wurden nicht weniger als 46 Gaumenfaltenmuster ausgewertet. Nach seinen Angaben ist das Muster sehr unregelmäßig, und die Schwankungsbreite der Faltenzahl liegt zwischen 5 und 15. Trotz der sehr hohen Faltenzahl, die vorkommen kann, reicht das Faltenmuster niemals bis zum Ende des harten Gaumens und selten weiter als bis zum ersten Molar. Das Foto eines von mir untersuchten adulten Tieres (Abb. 34) läßt im vordersten und — schwach angedeutet — auch im hinteren Faltenbereich eine Längsraphe erkennen. Bei 2 jüngeren Exemplaren (ca. 5 und 8 Monate alt) ist von einer solchen Längsleiste nichts zu sehen, jedoch tritt sie bei einigen von Schultz abgebildeten Gaumen zutage.

Über die Gaumenfalten des Bonobo, *Pan paniscus*, schreibt Schultz (1958): „The lowest number was found in the only ‚pygmy' chimpanzee of the entire available series, but this animal has 6 ridges on the left side, a number which occurred also in 3 other chimpanzees" (p. 133).

Hominidae

Homo sapiens

Über die Gaumenfalten des Menschen liegen sowohl aus älterer als auch aus jüngerer Zeit eingehende Beschreibungen (über 800 Individuen!) vor, die von Schultz (1949, 1958) kritisch beleuchtet und mit seinen eigenen Untersuchungen verglichen werden. Es mag daher genügen, seine Ergebnisse (1958) hier kurz zusammenzufassen und eine Abbildung zu bringen (Abb. 35).

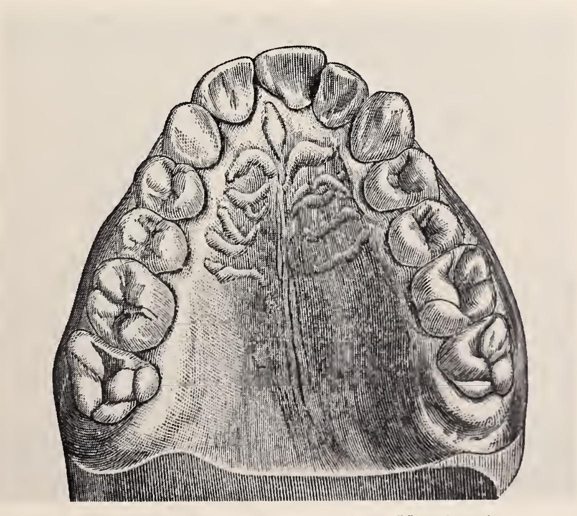


Abb. 35: *Homo sapiens* (aus Harrison)

Die beim Menschen auftretenden Gaumenfalten sind flach und wenig prominent, ferner unregelmäßig und asymmetrisch. Die Zahl der Falten — soweit festzustellen — schwankt erheblich, nämlich von 2 bis 8, jedoch sind die Extreme selten. Die Durchschnittszahl beträgt 4,2 und ist damit die niedrigste unter allen Primaten. Die Gaumenfalten erscheinen schon in sehr frühem Embryonalstadium und sind bei einem Embryo mit einer Scheitel-Steiß-Länge von 28 mm bereits zu erkennen. Eine Veränderung des Faltenmusters, und zwar im Sinne einer Rückbildung während des prä- und postnatalen Wachstums, wie unter anderem von Gegenbaur (1878) vermutet wurde, findet nicht statt. Meist reichen die Falten auf dem Gaumen nur bis zum P^2 und nur selten über M^1 hinaus, so daß der hinterste Teil des harten Gaumens faltenfrei ist.

Erwähnt sei noch, daß der menschliche Gaumen eine in der Medianlinie verlaufende, nach hinten sich meist längs teilende Raphe aufweist, die noch über das faltenfreie hintere Gaumenfeld sich fortsetzt.

Bei eineiigen Zwillingen kann nur von einem begrenzten Grad der Übereinstimmung der Gaumenfalten gesprochen werden, jedoch scheint nach Schultz (1958) die Tendenz zur Irregularität und zur Faltenverzweigung oder -unterbrechung erblich bedingt zu sein.

Die Beispiele haben gezeigt, daß wir bei den Primaten alle Möglichkeiten der Faltenausbildung finden, von einem einfachen Primärtyp mit 7—8 Falten und einem symmetrischen Muster über Faltenvermehrung, Faltenverminderung, Bildung einer Mittelfurche durch Faltenunterbrechung bis hin zu Reduktionserscheinungen, die sich durch Asymmetrie des Musters, durch individuelle Variation der Faltenzahl, durch Gabelung oder Bildung von Teilstücken, vor allem aber auch durch starke Abflachung der Falten bemerkbar machen. Diese phylogenetische Entwicklungsrichtung führt damit zur völligen Funktionslosigkeit der Falten.

CHIROPTERA

(MICROCHIROPTERA)

Wie schon erwähnt, haben sich Kolenati (1860) und Robin (1881) mit den Gaumenfalten bei Chiropteren beschäftigt, ohne jedoch Abbildungen beigefügt zu haben. Retzius behandelt nur 4 Arten und gibt Abbildungen ihres Gaumenfaltenmusters.

Wir beginnen hier zuerst mit den Microchiropteren als den in vieler Hinsicht primitiveren, den Insectivoren recht nahe stehenden Formen. Das Gaumenfaltenmuster geht auf den Primärtyp zurück, wie wir ihn bei den Marsupialiern und Insectivoren angetroffen haben, oder läßt sich von ihm

ableiten. Jedoch kommt es bei einigen Gruppen zu erheblichen Differenzierungen und abweichenden Entwicklungen, wie man es wohl bei der Artenfülle und langen Isolierung erwarten kann. Bemerkenswerterweise sind bei den meisten Vertretern der Microchiropteren bis auf wenige Ausnahmen die hinteren Falten in der Mitte geteilt und die beiden Schenkel stark nach hinten umgebogen. Anhand einiger Beispiele sollen die verschiedenen Differenzierungen im folgenden dargelegt werden. Es wäre durchaus reizvoll, eine noch weit größere Anzahl von Arten einer Untersuchung zu unterziehen und auch die individuellen Abweichungen voll zu beachten. Dies aber sollte besser einer speziellen Bearbeitung vorbehalten bleiben, da ein solches Unterfangen den von uns gesteckten Rahmen weit überspannen würde.

Die Mehrzahl der Microchiropteren sind Insektenfresser. Einige haben sich auf besondere Nahrung spezialisiert; hierauf wird bei Behandlung der betreffenden Arten hingewiesen werden.

Rhinopomatidae

Rhinopoma microphyllum

Zwei untersuchte und völlig übereinstimmende Exemplare zeigen unmittelbar hinter der wulstigen Papillenregion eine schwach konvex nach vorn gebogene und in Höhe der Canini ansetzende Falte; sie ist durchgehend, jedoch in der Mitte ein wenig eingesenkt. Es folgen 5 unterbrochene Falten, deren Schenkel jeweils bogenförmig ansteigen und in der Mitte nach hinten wieder umbiegen. Dadurch entsteht eine mediane Gaumenrinne, wie wir sie bei vielen anderen Arten wiederfinden (Abb.36).



Abb. 36: *Rhinopoma microphyllum*

Emballonuridae

Coleura afra

Wie bei *Rhinopoma* ist die erste Falte dicht hinter der Papillenregion durchgehend. Es schließen sich im Gaumenraum zwischen dem 2. Prämolar und letztem Molar 5 in der Mitte unterbrochene Falten an, von denen die letzte nur mit 2 kurzen, nicht bis zu den Zahnreihen reichenden Schenkeln ausgebildet ist.

Rhynchonycteris naso

Rh. naso hat wie die vorhergehenden Arten 6 Falten. Die erste, in Höhe der Canini ansetzende, durchgehende und derbe Falte ist in der Mitte ein wenig nach hinten eingeknickt. Die 4 folgenden ebenfalls derben Falten sind in der Mitte unterbrochen; die 6. ist nur als wenig hervortretender ausgezackter Rand ausgebildet, der sich in Höhe des letzten Molaren quer über den Gaumen hinzieht. Drei untersuchte Tiere zeigen genau das gleiche Muster.

Saccopteryx bilineata

Diese Art zeigt den gleichen Verlauf der Gaumenfalten wie *Coleura,* also eine durchgehende und 5 geteilte und nach hinten umbiegende Falten, wobei die letzte 2 gut entwickelte Schenkel hat.

Taphozous

Drei von mir untersuchte Exemplare von *T. mauritianus* zeigen ein sehr übereinstimmendes Bild. Es sind 7 Falten zu erkennen, die ersten beiden sind kurz und nicht unterbrochen, die 4. bis 6. in der Mitte stets geteilt, die Schenkel der 3. und 7. Falte stoßen in der Mitte zusammen (Abb. 37).

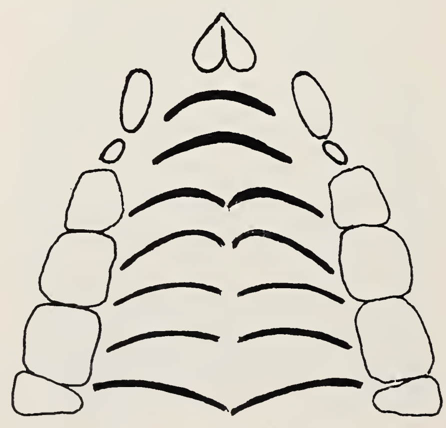


Abb. 37: *Taphozous mauritianus*

Ein Exemplar von *Taphozous perforatus* und 2 von *T. nudiventris* unterscheiden sich im Gaumenfaltenmuster kaum von *mauritianus*. Bei *nudiventris* liegt die erste Falte sehr dicht hinter der Papilla palatina. Ferner ist die 3. Falte deutlich in der Mitte geteilt. Solche kleinen Unterschiede zu der vorhergehenden dürften wahrscheinlich auf individueller Variation beruhen und sind von untergeordneter Bedeutung. Erwähnt sei noch, daß bei einem *nudiventris*-Exemplar im Zwischenraum hinter der 2. und 3. Falte kleine höckerartige Papillen liegen.

Noctilionidae

Simpson hat nicht nur die Rhinopomatidae und Emballonuridae, sondern mit ihnen auch die Noctilionidae zur Überfamilie der Emballonuroidea vereinigt. Überraschenderweise hat nun die Untersuchung der beiden einzigen Vertreter der Noctilioniden gezeigt, daß ihr Gaumenfaltenmuster völlig verschieden ist.

Noctilio leporinus

Der relativ breite Gaumen ist von zahlreichen quer verlaufenden, ein wenig konvex nach vorn gebogenen, durchgehenden und dicht hintereinanderliegenden Falten ausgefüllt (Abb. 38). Unmittelbar hinter der kleinen zwischen den vordersten Incisivi gelegenen Papilla palatina verläuft eine bogenförmige Aufwölbung, die wohl als Abschluß der Papillenregion angesehen werden kann. Es folgen in ziemlich gleichen Abständen 10 Falten. Den Abschluß bilden einige kurze, teils seitlich, teils in der Mitte befind-



Abb. 38: *Noctilio leporinus*

liche unvollständige Fältchen, die vielleicht als Teilstücke zweier weiteren, jedoch rückgebildeten Falten angesehen werden können. Damit hätte *Noctilio* insgesamt 12 Falten, also eine ungewöhnlich hohe Zahl.

N. leporinus nährt sich außer von Insekten auch von Fischen, die mit den Fußkrallen von der Wasseroberfläche aufgenommen werden.

Auch der kleine Verwandte von *Noctilio leporinus, N. labialis,* hat ein ganz ähnliches Faltenmuster. Wenn die sich unmittelbar an die Papilla palatina anschließende kleine Falte nicht mitgezählt wird, kommen wir wie bei der großen Art auf etwa 12 Falten, die sämtlich ungeteilt sind (Abb. 39). Die 9. und 10. Falte sind bei dem mir vorliegenden Exemplar nur als kurze in der Mitte gelegene Bogen ausgebildet, die seitlich nicht bis an die Zahnreihen heranreichen.

N. albiventer nährt sich von Insekten (vgl. Walker, 1964).



Abb. 39: *Noctilio labialis*

Nycteridae

Nycteris

Die Schlitznasen-Fledermäuse bilden eine in sich gut geschlossene Gattung. Das Gaumenfaltenmuster ist sehr einfach. Die beiden hier abgehandelten Arten haben 6 Falten. Der bei Retzius abgebildete Gaumen von *N. sp.* läßt 7 Falten erkennen. Wie unten gezeigt, scheint eine gewisse Tendenz zur Bildung einer zusätzlichen Falte zu bestehen. Die von Robin (1881) für *N. thebaica* und *N. revoilii* gegebene Beschreibung ist mißverständlich, da seine ersten „deux plis latéraux" offenbar zu den neben der Papilla palatina liegenden Aufwallungen, also zur Papillenregion gehören. Die von Robin dann erwähnten, sich nach hinten anschließenden 6 Falten dürften der Beschreibung nach unseren 6 Falten entsprechen.

Bei 3 untersuchten Exemplaren von *Nycteris macrotis aethiopica* stimmt das Gaumenfaltenmuster bis auf kleine individuelle Variationen überein (Abb. 40). Die flach horizontal verlaufende Papillenregion liegt unmittelbar hinter der Reihe der 4 I. Es ist eine Mittelpapille zu unterscheiden, an die



Abb. 40: *Nycteris macrotis*

sich seitlich je eine kleinere und eine größere höckerartige Erhebung anschließt. Die 6 dahinter folgenden Gaumenfalten sind in der Mitte unterbrochen, jedoch berühren sich die Schenkel der ersten und letzten in der Mitte. Die vordersten Falten biegen in der Mitte scharf nach hinten um, während die hinteren Falten zur Mitte schräg nach vorne ansteigen. Es besteht bei einem Exemplar die Tendenz zur Bildung einer Zwischenfalte zwischen vorletzter und letzter in Form eines dünnen kurzen Fältchens.

Das Gaumenfaltenmuster von *Nycteris hispida* entspricht dem von *macrotis*, doch ist bei den untersuchten 5 Exemplaren die erste Falte zusammenhängend und in der Mitte spitz nach hinten gerichtet. Die vorletzte Falte ist meist sehr schwach entwickelt und reicht weniger weit zur Mitte.

Megadermatidae

Es konnten die 5 zu je einer Gattung gehörenden Vertreter der Megadermatiden untersucht werden, wobei sich herausstellte, daß sich alle durch eine zwar etwas unterschiedliche, aber im Vergleich zu der vorhergehenden Familie sehr hohe Gaumenfaltenzahl auszeichnen. Es handelt sich um größere bis große Arten mit kräftigem Gebiß, was einige dazu befähigt, selbst kleine Wirbeltiere zu jagen.

Lavia frons

Die Papillenregion dieser in Afrika weitverbreiteten und in 4 Exemplaren untersuchten Art besteht aus einzelnen rundlichen Erhebungen, die nach hinten etwas bogenförmig angeordnet sind, ohne daß diese Bildung jedoch als Falte angesehen werden soll. Etwa in der Mitte der großen Canini liegt die erste, in Höhe des 3. Molaren die letzte Falte. Im ganzen sind 9 bis 10 Falten vorhanden, die sämtlich durchgehend, zum Teil aber in der Mitte leicht nach hinten eingeknickt sind oder eine leichte Eindellung zeigen. Die hinterste Falte nimmt einen gewellten Verlauf.

Cardioderma cor

C. cor ist wie die vorhergehende Art in ihrer Verbreitung auf Afrika beschränkt. Das Gaumenfaltenmuster ist sehr ähnlich dem von *Lavia*. Die Zahl der Falten beträgt bei dem vorliegenden Exemplar 10; außerdem befindet sich zwischen der 8. und 9. Falte jederseits eine kurze, seitlich ansetzende Zwischenfalte.

Megaderma spasma

Von der in Vorder- und Hinterindien bis Sumatra, Borneo und den Philippinen verbreiteten Art wurden 3 Exemplare untersucht. Die Zahl der Falten beträgt mindestens 11, von denen die vorderen jedoch in ihrem Verlauf etwas gestört sind und daher nicht immer eine symmetrische Anordnung zeigen. Dadurch ist auch die klare Trennung von der Papillarregion verwischt. Charakteristisch ist zum Unterschied von den vorhergehenden Arten, daß die Falten in der Mitte unterbrochen, also in 2 seitliche Schenkel zerlegt sind.

Lyroderma lyra

Die in Vorderindien, Ceylon und Südchina vorkommende Art zeigt die höchste Faltenzahl unter allen Familienangehörigen (Abb. 41). Man zählt etwa 15 bis 16 Falten, die in der Mitte ebenfalls unterbrochen sind. Im vordersten Teil des Gaumens zwischen den Canini und den ersten Prämolaren ist das Gaumenfaltenmuster bei den 2 untersuchten Exemplaren so gestört, daß eine genaue Eruierung der ersten Falten sehr erschwert ist.



Abb. 41: *Lyroderma lyra*

Macroderma gigas

Bei dem einen von mir untersuchten Stück der in Australien lebenden Art tritt die vordere Gaumenpartie zwischen den großen Incisiven als erhabenes Feld, bedeckt mit einzelnen kleinen Höckerchen, in Erscheinung, wobei zunächst dahingestellt bleiben muß, ob dies der normalen Bildung entspricht. Die Zahl der das dahinterliegende Gaumenfeld ausfüllenden Falten beträgt etwa 10 bis 11. Die Falten selbst sind in der Mitte geteilt, jedoch im vorderen Gaumenbereich nicht ganz symmetrisch; einige sind hier nur als kurze seitliche oder nach der Mitte zu verlagerte Teilstücke ausgebildet.

Rhinolophidae

Das Gaumenfaltenmuster der untersuchten Hufeisennasen ist im Prinzip völlig übereinstimmend und dadurch gekennzeichnet, daß sämtliche Querfalten in der Mitte unterbrochen sind, so daß eine senkrechte Mittelfurche gebildet wird; nur bei der ersten Falte kommt es gelegentlich vor, daß die beiden Schenkel in der Mitte zusammenstoßen. Die Anzahl der Falten schwankt zwischen 6 und 7, wie die folgenden Beispiele zeigen. Allgemein sind die vorderen Falten dick und derb, nehmen dann nach hinten an Dicke ab, und die letzten sind schmal und ihre Oberkante ist etwas gewellt. Die Papillarregion zeigt eine deutlich ausgebildete, bei den Arten etwas unterschiedlich geformte Papilla palatina mit 2 seitlichen kleinen Ausläufern.

Rhinolophus

Die etwas oval geformte Papilla palatina schiebt sich bei *Rh. alcyone* zwischen die getrennt stehenden kleinen Incisiven; seitlich lehnt sich je eine längliche Aufwölbung an. Es folgen 6 unterbrochene Falten, die den ganzen Bereich des harten Gaumens bedecken. Nur die Schenkel der ersten sehr derben Falte berühren sich in der Mitte. Die Schenkel der Falten 1 bis 3 sind in der Mitte leicht nach hinten gebogen, die Schenkel der 4. und 5. Falte verlaufen mehr oder weniger waagerecht, die der letzten steigen ein wenig nach vorn an. Der letzte Molar liegt noch weit hinter der letzten Falte, die etwa in der Mitte des breiten M^2 ansetzt.

Bei *Rhinolophus hildebrandtii* (Abb. 42) hat die Papilla palatina die Form einer nach hinten gerichteten kurzen Pfeilspitze. Die Zahl der Falten beträgt ebenfalls 6; die Anordnung und der Verlauf gleicht denen von *Rh. alcyone*, nur sind hier auch die Schenkel der ersten Falte in der Mitte völlig getrennt, ein Unterschied, der kaum von Bedeutung sein dürfte und beim Vorliegen eines größeren Materials zweifellos in den Rahmen der individuellen Variation fällt.

Bei 4 untersuchten Exemplaren von *Rh. alticolus* sind wiederum nur 6 Falten vorhanden, die sämtlich in der Mitte geteilt sind und den gleichen,



Abb. 42: *Rhinolophus hildebrandtii*

offenbar für *Rhinolophus* typischen Verlauf zeigen. Es zeigt sich jedoch bei einem 5. Exemplar auf der rechten Seite zwischen der vorletzten und letzten Falte die Anlage einer kurzen Zwischenfalte, womit die Tendenz zur Ausbildung von 7 Falten zutage tritt.

Die Falten von *Rh. clivosus* verlaufen in der bereits beschriebenen Weise, jedoch haben sich bei dem untersuchten Exemplar auf beiden Seiten zwischen den Schenkeln der vorletzten und letzten Falte kurze Faltenstücke ausgebildet, die seitlich nicht bis an die Zahnreihe heranreichen. Mithin könnten wir hier von der Ausbildung von 7 Falten sprechen.

Übereinstimmend sind bei *Rh. ferrum-equinum* (3 Exemplare) und *euryale* (1 Exemplar) 7 Gaumenfalten ausgeprägt, von denen die vorletzte etwas verkürzte Schenkel hat, die nicht so weit wie die übrigen an die Medianlinie heranreichen.

Die 2 untersuchten Stücke von *Rh. hipposideros* haben 7 Falten, von denen die Schenkel der beiden ersten sich in der Mitte berühren. Auch die 6. Falte, die bei den beiden vorhergehenden Arten nur verkürzt ausgebildet ist, ist ebenso lang wie die 5. und 7.

Bei *Rh. denti* sind 7 voll ausgebildete Falten vorhanden, die in der Mittellinie sämtlich unterbrochen sind. Die Dicke und Derbheit der Falten nimmt wieder von vorn nach hinten ab.

Hipposideridae

Das Gaumenfaltenmuster der untersuchten Hipposideriden weicht von dem der in ihre nähere Verwandtschaft (Überfamilie Rhinolophoidea) gestellten Rhinolophidae dadurch ab, daß die meisten Falten in der Mitte nicht geteilt sind, so daß keine durchlaufende vertikale Furche ausgebildet ist. Die Faltenzahl kann bei den einzelnen Arten unterschiedlich sein.

Ein Exemplar von *Hipposideros commersoni gigas* zeigt das in Abb. 43 wiedergegebene Gaumenfaltenmuster. Bemerkenswert ist, daß die 7. Falte nur als kurze mittlere Querleiste ausgebildet ist. Hinter der Papillenregion liegt zwischen C und M^2 das aus 8 kräftigen durchgehenden Leisten bestehende Faltenfeld. Der letzte kleine Molar liegt jenseits des Faltenbe-

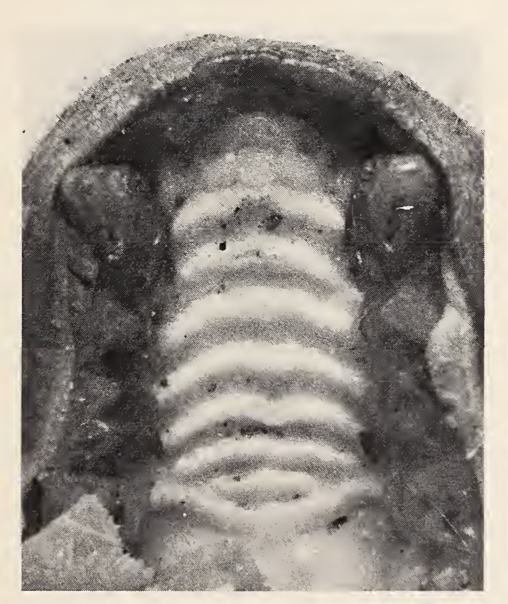


Abb. 43: *Hipposideros commersoni*

reichs und — wie am präparierten Schädel zu erkennen — hinter dem Abschlußbogen des harten Gaumens.

Bei einem untersuchten erwachsenen Exemplar (♀) von *H. camerunensis* zeigen die Gaumenfalten annähernd die gleiche Anordnung wie bei der vorhergehenden Art. Es ist jedoch der Verlauf der 6. Falte etwas gestört, indem diese auf der rechten Seite „zerbrochen" ist; damit dürfte im Zusammenhang stehen, daß auch die 7. kurze Falte etwas aus der Mitte verlagert ist. Bemerkenswerterweise zeigt eine sehr ähnliche Störung auch der dem Muttertier entnommene Embryo.

Vier untersuchte Exemplare von *H. caffer* in der Rasse *angolensis* aus Südwestafrika haben übereinstimmend 9 gut ausgebildete Falten, die den Gaumenraum zwischen den Canini und den M^2 ausfüllen; M^3 liegt auch hier noch hinter der letzten Falte. Nur die erste in Höhe der Canini ansetzende Falte ist in der Mitte unterbrochen; alle anderen sind durchgehend. Die ersten verlaufen in einem leicht konvex nach vorn gerichteten Bogen, der dann bei den hinteren, sehr eng beieinanderstehenden Falten immer flacher wird; die letzten Falten sind horizontal gerichtet. Besonders die ersten 3 Falten sind sehr derb entwickelt.

Bei weitgehender Übereinstimmung mit der vorhergehenden Art sind bei *H. ruber guineensis* nur 8 Falten gut ausgeprägt, die 9. Falte ist als dünne durchgehende Leiste teils mehr, teils weniger deutlich sichtbar. Bei 12 von Westkamerun (Kumba) stammenden Tieren tritt sie kaum hervor, bei einigen Stücken vom Kamerunberg (Buea) dagegen etwas klarer. Fünf von Fernando Poo untersuchte Exemplare zeigen die 9. Falte nur angedeutet, gewissermaßen nur als eine den Gaumen quer durchziehende Linie.

Bei *H. armiger* ist die Papilla palatina wieder als große längliche mediane Erhebung deutlich ausgebildet; seitlich lehnt sich je eine große, bis zu den Incisivi reichende Anschwellung an. Unterhalb der Papilla, etwa in der Mitte der Canini, setzen beiderseits faltenähnliche, in der Mitte sich berührende, längliche Verdickungen an, die wir analog zu Verhältnissen bei den übrigen Gattungsangehörigen wohl als erste Falte ansehen müssen, auch wenn sie bei dem einen zur Verfügung stehenden Präparat nicht so scharf abgegrenzt sind wie die 7 nachfolgenden durchgehenden Falten. Wir hätten dann insgesamt 8 Gaumenfalten, wie bei den anderen großen Vertretern der Gruppe. Die letzte Falte ist jedoch wiederum nur als dünnes Fältchen ausgebildet.

Vier von Neuguinea stammende Exemplare von *H. galeritus* lassen ebenfalls 8 Falten erkennen; auch hier tritt die letzte wiederum nur als dünner horizontaler Saum in Erscheinung.

Asellia tridens

Es konnten 22 Exemplare aus Senegal, 4 aus Tunesien und 11 aus Ägypten untersucht werden. Dank diesem reichen Material war es möglich, die bei *Asellia* beobachtete individuelle Variation der Gaumenfaltenzahl etwas genauer zu untersuchen. Von den Senegaltieren haben 17 die Faltenzahl 6, wobei es charakteristisch ist, daß die vorletzte Falte in der Regel kurz ist und ähnlich wie bei manchen Rhinolophiden seitlich nicht ganz bis an die Zahnreihen heranreicht (Abb. 44); bei 2 Exemplaren ist diese vorletzte Falte nur auf einer Seite ausgebildet; weiterhin ist bei einem Exemplar einseitig, bei einem anderen doppelseitig, zwischen der 3. und 4. Falte ein kurzes Faltenstück zwischengelagert und schließlich hat ein Exemplar 5 gut



Abb. 44: *Asellia tridens*

ausgebildeten Falten und zwischen der 4. und 5. Falte und hinter der 5. je 2 kurze Faltenstücke; es zeigt also die Tendenz zur Ausbildung von 7 Falten.

Bei den 4 Tunesiern haben 2 Tiere 6 Falten, wobei bei dem einen Tier die 6. nur einseitig ausgebildet ist; die beiden anderen Exemplare haben 7 Falten.

Von 11 Exemplaren aus Ägyten haben nur ein Exemplar 7, die übrigen 6 Falten.

Coelops frithi

Das von Yoshiyuki (1968) nach zwei Exemplaren beschriebene Gaumenfaltenmuster von *C. frithi* von Formosa (Subsp. *formosanus)* ist ganz anders gestaltet und fällt aus dem bisherigen Rahmen völlig heraus. Der Autor beschreibt es mit folgenden Worten: „There is a ridge on the middle line of the anterior portion of the palate, running from the level of posterior portion of P^4 to that of canines, then it is divided into two ridges and extends to the bases of the incisors. This median ridge is crossed by two transversal ridges at levels of P^2 and P^4. Between the first molars, there is a large wedgeshaped ridge connected by two narrow ridges running from the posterior corners of M^1. The posterior portion of the palate is covered by a complicated mesh of ridges" (p. 4). Ein mir vorliegender Gaumenabguß der gleichen Art zeigt ebenfalls im hinteren Gaumenbereich ein netzwerkartiges Muster.

Es ist zunächst schwer, eine plausible Erklärung für die abweichende Gaumenfaltenbildung zu finden. Diese schwanzlose Art wäre einer genaueren Untersuchung wert. Nach den bisherigen Erfahrungen zeugen abweichende Gaumenfaltenmuster für eine lange Eigenentwicklung.

Phyllostomidae

Die neuweltlichen Blattnasen sind meist insectivor, einige führen offenbar eine omnivore, andere eine frugivore Lebensweise; schließlich gibt es auch Blütenbesucher. Eine besondere Beziehung des Gaumenfaltenmusters zur Ernährungsweise kann kaum festgestellt werden. Das Muster zeichnet sich dadurch aus, daß wieder die hinteren Falten in der Mitte unterbrochen sind.

Mormoops megalophylla

Es sind bei dem einen untersuchten Exemplar 8 Falten zu erkennen (Abb. 45). Die hinter der nur undeutlich ausgeprägten Papillenregion in



Abb. 45: *Mormoops megalophylla*

Höhe der Canini gelegene erste Falte ist durchgehend dünn, und leicht konvex nach vorn gebogen. Die nächsten 6 Falten sind in der Mitte durch eine sehr enge Spalte geteilt und ihre Schenkel sind hier mehr oder weniger stark nach hinten umgebogen. Die letzte Falte verläuft horizontal.

Mimon bennetti

Die von Walker (nach Peters, 1880) abgebildete Gaumenhälfte zeigt 7 Gaumenfalten, von denen die hinteren ebenfalls in der Mitte stark nach hinten eingebogen sind.

Macrophyllum macrophyllum

Nach der von Harrison und Pendleton (1974) gegebenen Beschreibung und Abbildung sind 7 Falten vorhanden. Von ihnen sind die beiden ersten durchgehend und verlaufen in geschwungenem Bogen quer über den Gaumen. Die 4 folgenden Falten sind in der Mitte stark nach hinten umgebogen und geteilt. Die letzte, weniger stark hervortretende Falte ist wieder durchgehend und hat einen gezähnelten Rand.

Phyllostomus discolor

Es stand ein Exemplar für die Untersuchung zur Verfügung. Die Faltenzahl beträgt 7, wobei die in Höhe der Canini ansetzenden, vor allem seitlich deutlich entwickelten Bogenenden als erste Falte angesehen werden. Die 2. Falte verläuft nach vorn konvex, die 3. ist in der Mitte spitz nach hinten gebogen. Die nächsten 3 Falten sind in der Mitte geteilt und ebenfalls nach hinten umgeschlagen. Die letzte Falte tritt nur wenig hervor, ist durchgehend und in der Mitte nach hinten gewinkelt (Abb. 46).

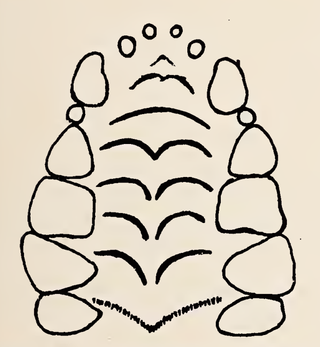


Abb. 46: *Phyllostomus discolor*



Abb. 47: *Glossophaga soricina*

Trachops cirrhosus

Die von Peters (1880) gegebene Zeichnung einer Gaumenhälfte läßt 7 Falten erkennen.

Glossophaga soricina

Beide vorliegenden Exemplare zeigen übereinstimmend 8 Falten, von denen die ersten 3 durchgehend und konvex nach vorn gebogen sind; die 4. ebenfalls durchgehende Falte ist in der Mitte eingeknickt. Die letzten 4 Falten sind unterbrochen und ihre Schenkel in der Mitte nach hinten gebogen. Sehr bemerkenswert ist, daß sich bei dem einen Tier unmittelbar hinter der ersten bis 7. Falte, bei dem 2. Exemplar hinter der 3. bis 7. Falte jeweils eine kleine Nebenfalte befindet (Abb. 47).

Die Gattung gehört zu den südamerikanischen Formen, die außer Insekten auch Nektar aufnehmen und in Anpassung daran eine zum Teil extrem starke Verlängerung des Rostrums zeigen.

Carollia perspicillata

Unmittelbar hinter den Incisiven und zwischen dem vorderen Teil der mächtigen Canini befindet sich ein Feld von sehr kleinen höckerartigen Papillen; eine große Papilla palatina ist bei dem zur Verfügung stehenden Exemplar nicht zu erkennen. Es sind 6 gut ausgebildete derbe Gaumenfalten vorhanden, von denen die 3. bis 6. in der Mitte unterbrochen sind. Eine dünne, kaum hervortretende 7. Falte — sofern sie überhaupt noch als solche anzusehen ist — bildet den Abschluß. Besonders auffallend sind die Papillenreihen, die sich auf der Hinterseite der 2. bis 5. Falte und auf der Vorderseite der 6. Falte befinden. Die Zahl dieser knöpfchenartigen Kleinstpapillen beträgt auf der Vorderseite jeweils 6 bis 8 und auf der Hinterseite etwa 5 bis 6.

Vampyrops vittatus

Nach der von Peters (1880) gegebenen Zeichnung einer Gaumenfaltenhälfte sind bei dieser Art 7 Falten vorhanden, von denen die ersten 3 einen größeren Abstand voneinander haben. Die letzten 4, in der Mitte stark nach hinten gebogenen Falten liegen enger beieinander.

Artibeus jamaicensis

Die erste zwischen den Canini und P^1 ansetzende Falte steigt nach vorn an, die 2. ist in der Mitte nach hinten eingeknickt; beide sind durchgehend. Es folgen 3 in der Mitte unterbrochene Falten. Dahinter erkennt man auf beiden Seiten ein Feld von kleinen Körnchen, die eine faltenartige Anordnung erkennen lassen. Weiteres Material wäre notwendig, um festzustellen, ob es sich um eine regelmäßige Erscheinung handelt.

Desmodontidae

Die Vertreter dieser den Phyllostomiden nahestehenden Familie sind als Blutsauger oder besser Blutlecker bekannt und ganz an Blutnahrung angepaßt. Um so bemerkenswerter ist, daß die beiden untersuchten Arten Gaumenfalten besitzen. Ihre Bedeutung ist in diesem Falle besonders problematisch. Man kann jedoch annehmen, daß durch die mediane Rinne, die durch das Umbiegen der Faltenschenkel gebildet wird, das Blut zum Schlund abgeleitet wird.

Desmodus rotundus

Die Region der Papilla palatina tritt nur sehr undeutlich mit kleinen Erhebungen in Erscheinung. Die beiden vordersten Falten sind sehr kurz, die

erste ist durchgehend und im spitzen Winkel nach hinten gerichtet, die 2. ist in 2 Schenkel aufgelöst, ebenso wie auch die 5 nachfolgenden, die jedoch wesentlich kräftiger und entsprechend der größeren Gaumenbreite länger sind. Die Schenkel biegen in der Mitte nach hinten um (Abb. 48). Bei einem 2. Tier ist die letzte Falte in einige Teilstücke zerfallen.



Abb. 48: *Desmodus rotundus*

Diaemus youngi

Das Gaumenfaltenmuster stimmt fast genau mit dem der vorhergehenden Art überein, jedoch treten die Falten nur als sehr flache Erhebungen hervor. Ferner sind bei dem einen untersuchten Exemplar die Schenkel in der Mitte näher aneinandergerückt; bei der 3. Falte berühren sie sich in der Mitte.

Natalidae

Natalus

Die beiden von Harrison und Pendleton (1973) abgehandelten Arten *stramineus* und *micropus* haben ein ähnliches Muster. Die relativ hohe Zahl der von den Canini bis in den postdentalen Raum des Gaumens reichenden Falten beläuft sich bei der erstgenannten auf 10, bei letzterer auf 9. Die hinteren Falten sind bei beiden in der Mitte unterbrochen. Bemerkenswert ist die starke mediane Verbreiterung der 2. Falte, ein Merkmal, das besonders bei *micropus* auffällt.

Furipteridae

Amorphochilus schnablii

Die vorliegende Art wurde u. a. von Walker (1964) zu den Furipteriden gestellt. Nach der von Peters (1880) gegebenen Abbildung (rechte Gaumenhälfte) sind 6 gut ausgebildete Falten zu erkennen, von denen die ersten

beiden offenbar nicht unterbrochen sind und in leichtem Bogen konvex nach vorn verlaufen, während die hinteren 4 offenbar in der Mitte geteilt und nach hinten eingebogen sind.

Thyropteridae

Thyroptera albiventer

Das eine mir vorliegende Exemplar hat 8 Gaumenfalten (Abb. 49) und zeigt folgendes Muster: Die ersten 5 Falten sind durchgehend; die erste steigt im stumpfen Winkel nach vorn an, die 2. und 3. bilden einen schwach konvex nach vorn gerichteten Bogen und die 4. und 5. Falte sind in der Mitte nach hinten eingeknickt. Die hinteren 3 Falten sind in der Mitte geteilt und ihre Schenkel nach hinten eingebogen.

Myzopodidae

Myzopoda aurita

Der Gaumen des einzigen auf Madagaskar vorkommenden Vertreters der Gattung und Familie ist von Thomas (1904) abgebildet. Es sind 7 Falten zu erkennen, von denen nur, in Höhe der vorderen Prämolaren ansetzend, die erste in leicht nach vorn geschwungenem Bogen verläuft. Die 6 übrigen sind in der Mitte unterbrochen und ihre Schenkel nach hinten umgebogen, so daß eine deutliche Längsfurche entsteht (Abb. 50).

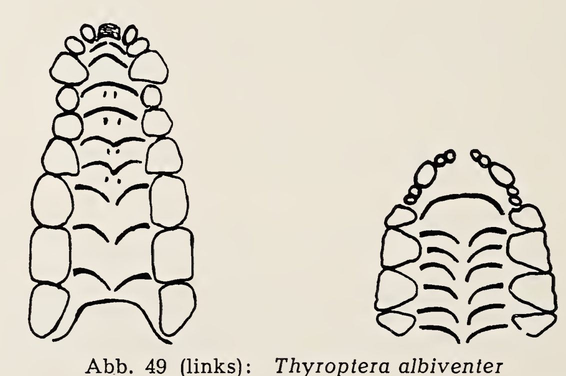


Abb. 49 (links): *Thyroptera albiventer*

Abb. 50 (rechts): *Myzopoda aurita* (nach Thomas)

Vespertilionidae

Es besteht innerhalb der weltweit verbreiteten Familie weitgehende Übereinstimmung im Gaumenfaltenmuster, wenigstens bei den hier untersuchten Vertretern der Gruppe. Die vorderen Falten sind nach vorn gebogen und

ungeteilt, die hinteren meist in der Mitte unterbrochen und hier mehr oder weniger scharf nach hinten umgebogen. Die Papillarregion ist unterschiedlich deutlich ausgeprägt, soll jedoch hier nicht genauer beschrieben werden.

Myotis

Bei den 5 untersuchten Exemplaren von *M. myotis* stimmt das Faltenmuster weitgehend überein (Abb. 51). Es sind 7 Falten vorhanden. Auf die umfangreiche, zwischen und hinter den Incisiven gelagerten Papillenregion



Abb. 51: *Myotis myotis*

folgen 2 oder 3 zusammenhängende, konvex nach vorn verlaufende Falten. Die nächsten Falten sind in der Mitte geteilt und nach hinten eingebogen. Die 7. Falte ist weniger markant ausgeprägt und ihre in der Mitte zusammenstoßenden oder vereinigten Schenkel sind nur kurz und reichen nicht bis zum seitlichen Gaumenrand. Dieses Merkmal gilt für alle untersuchten Gattungsangehörigen.

Das Faltenmuster von *M. daubentoni, emarginatus* und *mystacinus* stimmt nahezu völlig mit dem von *M. myotis* überein. Nur bei *M. dasycneme* hat die Untersuchung von 2 Exemplaren ergeben, daß nicht 7, sondern 8 Gaumenfalten vorhanden sind, wobei es zu einer Vermehrung der unterbrochenen hinteren Falten um eine weitere gekommen ist. Zur Feststellung der individuellen Variationsbreite müßte jedoch ein größeres Material herangezogen werden.

Pipistrellus

Das Gaumenfaltenmuster von *P. pipistrellus* hat bereits Retzius genauer beschrieben. Seine Angaben stimmen mit meinen eigenen Beobachtungen gut überein. Hinter der umfangreich ausgebildeten Papillenregion findet man 2 durchgehende Falten, von denen die erste in der Höhe der Caninen ansetzt, horizontal verläuft oder leicht konvex nach vorn gebogen ist; die 2. zeigt in der Mitte eine Einbiegung nach hinten. Es folgen 5 geteilte und in der Mitte nach hinten umgebogene Falten. Ein untersuchtes Exemplar von

P. nanus von Südwestafrika zeigt die gleiche Anordnung und Anzahl der Gaumenfalten wie *P. pipistrellus.*

Eptesicus

Wie bei *Pipistrellus* können wir auch bei den 3 untersuchten *Eptesicus*-Arten, *serotinus, capensis* und *zuluensis,* 7 Gaumenfalten feststellen: 2 durchgehende vordere, beide in der Mitte nach hinten eingeknickt oder geschwungen, während die nächsten 4 in der Mitte unterbrochen und nach hinten umgebogen sind. Die letzte ist bei dem von mir untersuchten Exemplar von *serotinus* in der Mitte nicht unterbrochen, sondern nur nach hinten gewinkelt, dagegen bei den beiden anderen Arten in 2 kurze Schenkel geteilt, die die seitliche Abgrenzung nicht erreichen.

Scotophilus nigrita

Sämtliche 7 Falten sind in der Mitte nach hinten eingeknickt, dabei sind die ersten beiden durchgehend, die nächsten 4 durch einen sehr schmalen Spalt unterbrochen, und die letzte, an der Seite stark verkürzte, ist wiederum durchgehend.

Nyctalus noctula

Die 7 Gaumenfalten teilen sich auf in 2 vordere durchgehende, in der Mitte nach hinten eingeknickte und 5 unterbrochene, in der Mitte nach hinten umgebogene Falten, wobei die Schenkel der letzten wiederum nur sehr kurz sind (Abb. 52).



Abb. 52: *Nyctalus noctula*

Plecotus auritus

Das Gaumenfaltenmuster gleicht in Verlauf und Zahl der Falten weitgehend der vorgenannten Art, die letzte Falte ist jedoch bisweilen nur undeutlich ausgeprägt.

Miniopterus schreibersi

Wir können ebenfalls 7 Falten unterscheiden: 2 durchgehende und 5 unterbrochene, wobei jedoch die Schenkel der 3. Falte in der Mitte zusammenstoßen.

Molossidae

Tadarida

Die von mir in einem oder mehreren Exemplaren untersuchten alt- und neuweltlichen Vertreter der Gattung, ebenso wie 2 von Fenton und Peterson (1972) abgebildete Gattungsangehörige haben sämtlich ein sehr ähnliches Gaumenfaltenmuster, das sich durch geringe Faltenzahl und Unterbrechung der hinteren Falten auszeichnet. Es sind 5 bis 6 Falten vorhanden, wobei der Unterschied nicht unbedingt arttypisch sein muß, sondern auf individueller Variation beruhen kann. Die Abb. 53 zeigt den Verlauf der Falten von *T. nigeriae*. Ich gebe hier eine Übersicht über die Faltenzahl bei afrikanischen, asiatischen, australischen und neuweltlichen Arten (ohne Rücksicht auf die Gliederung in Untergattungen):

Verbreitung	Art	Faltenzahl
Afrika	*aegyptiacus*	6
	pumila	6
	nigeriae	6
	condylura	6
	aloysiisabaudiae	6
	russata	6
Asien	*plicata*	6
	sarasinorum	6
Australien	*loriae*	5
Amerika	*brasiliensis*	5
	molossa	6

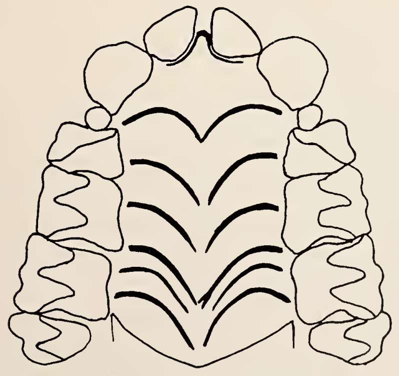


Abb. 53: *Tadarida nigeriae*

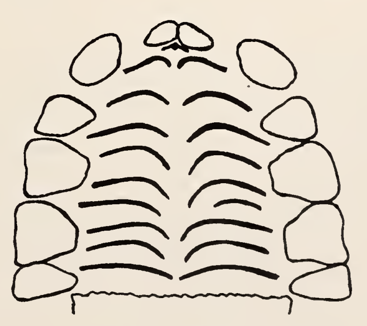


Abb. 54: *Molossus rufus*

Platymops petrophilus

Das Gaumenfaltenmuster mit 5 Falten gleicht weitgehend dem von *Tadarida brasiliensis*. Auch hier sind die Falten in der Mitte stark nach hinten umgebogen; bei den beiden ersten berühren sich die Schenkel in der Mitte, bei den hinteren sind sie getrennt.

Cheiromeles torquatus

Ein untersuchtes Exemplar von den Philippinen hat die ersten 5 Falten median nach hinten eingeknickt; sie treten sehr markant hervor mit scharfem oberen Rand. Die Schenkel der ersten 4 sind in der Mitte vereinigt, die der 5. getrennt. Eine 6. Falte mit unsymmetrisch verlaufenden Schenkeln ist nur durch schwache Aufwölbungen angedeutet.

Otomops martiensseni

Dieser afrikanische Vertreter der Gattung *Otomops* zeichnet sich, wie auch die beiden folgenden, durch etwas höhere Faltenzahl aus. Insgesamt können wir 8 Falten unterscheiden. Die ersten beiden sind durchgehend und in der Mitte leicht nach hinten eingeknickt, die übrigen sind geteilt und scharf nach hinten umgebogen. Die letzte Falte ist nur in 2 kurzen seitlichen Schenkelstücken ausgebildet.

Molossus

Die untersuchten Vertreter der neuweltlichen Gattung, *ater, major* und *rufus*, zeichnen sich durch 9 Gaumenfalten aus, die sämtlich in der Mitte unterbrochen und nur flach angelegt sind. Sie sind leicht konvex nach vorn gebogen (Abb. 54).

Eumops trumbulli

E. trumbulli von Kolumbien hat wie *Molossus* 9 Falten, von denen die aboralen sehr eng beieinanderstehen.

MEGACHIROPTERA

Bei den Megachiropteren ist das Gaumenfaltenmuster seit langem beachtet und, da bemerkenswerte Unterschiede auftreten, bei der taxonomischen Bearbeitung als Art-, Gattungs- und Familienmerkmal verwendet worden. Wir finden sehr ursprüngliche, aber auch sehr differenzierte Muster; sogar innerhalb einer Gattung (z. B. *Epomophorus*) kann es, worauf bereits von Andersen (1912) hingewiesen wurde, zu charakteristischen Verschiedenheiten kommen. Wohl für alle Flughunde ist festzustellen, daß wir neben den interdentalen auch postdentale Falten finden. Die bei den meisten Arten auftretende unterschiedliche Form der Falten im vorderen und hinteren Gaumenteil hat dazu geführt, daß für manche Arten oder Gattungen eine

Gaumenfaltenformel gebraucht wird, auf die wir bei Besprechung einzelner Arten noch zurückkommen werden. Es erscheint wichtig, im folgenden auch die Unterfamilien anzugeben.

Die meisten Flughunde sind ausschließlich Fruchtfresser, wobei manche mehr oder weniger nur den Fruchtsaft aufnehmen. Einige sind Blütenbesucher und nehmen zusätzlich oder ausschließlich Nektar und wohl auch Pollen auf.

Pteropidae

(Pteropinae)

Eidolon helvum

Für diese Art wurde von Andersen (1912) die Gaumenfaltenformel 4-3-3 angegeben; das bedeutet: Es sind 4 vordere durchgehende, 3 mittlere geteilte und 3 im hinteren Teil des harten Gaumens gelegene und wiederum durchgehende Falten vorhanden, also insgesamt 10. Wie Abb. 55 zeigt, setzt die erste Falte am Hinterrand der Caninen an, die 2. am Hinterrand von P^1, die 3. in der Mitte von P^3, die 4. am Vorderrand von P^4, die 5. zwischen P^4 und M^1 und die 6. bereits hinter M^2, jedoch ragen ihre ansteigenden Schenkel noch in den Zahnbereich hinein. Die 7. Falte liegt im postdentalen Raum, ebenso wie die 3 letzten dicht aufeinander folgenden Falten. Die 5 letzten Falten sind mit ihren stark gezähnelten Rändern nach vorn gerichtet. Dieses Muster (Abb. 55) wurde weitgehend übereinstimmend bei vielen untersuchten Exemplaren gefunden. Es könnte vielleicht angenommen werden, daß mit Hilfe der letzten, gezähnelten Falten der Saft aus dem zerkauten Fruchtfleisch ausfiltriert wird und daß die festeren oder faserigen Teile zurückbleiben und ausgespuckt werden.

Rousettus

Nach Andersen (1912) variiert das Gaumenfaltenmuster bei den einzelnen Spezies, in geringem Maße aber auch gelegentlich innerhalb der Art. Häufig finden sich — von vorn nach hinten gezählt — 4 durchgehende Falten, 3 unterbrochene und eine isoliert stehende und das Muster abschließende durchgehende, was der Formel 4-3-1 entsprechen würde. Dieses Muster findet sich z. B. bei den asiatischen Arten *leschenaulti, seminudus, amplexicaudatus* und *celebensis,* aber auch bei einigen afrikanischen Spezies. Bisweilen ist schon die 4. Falte unterbrochen, was die Formel 3-4-1 ergibt. Ferner kann es zur Ausbildung einer zusätzlichen unterbrochenen Falte kommen: Formel 4-4-1, oder es sind 2 durchgehende hinterste Falten vorhanden: 4-3-2. Zu erwähnen ist, daß die hinteren Falten (vgl. Abb. 56) nicht glatt verlaufen, sondern wie bei *Eidolon* einen gezähnelten Rand besitzen.

Die nachfolgende Beschreibung betrifft die von mir selbst untersuchten Arten. Da von *R. aegyptiacus* und *R. angolensis* eine größere Zahl von



Abb. 55: *Eidolon helvum*

Exemplaren zur Verfügung stand, kann bei diesen beiden Arten auf die individuelle Variation eingegangen werden.

Von 18 untersuchten Exemplaren der Nominatrasse von *Rousettus aegyptiacus* haben nur 2 die Formel 3-4-1 (Abb. 56) und 6 Exemplare die Formel 4-4-1; bei den übrigen 10 Exemplaren sind stets 4 vordere durchgehende

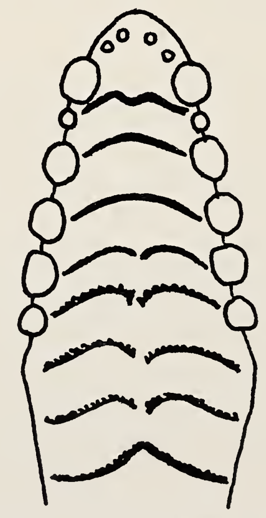


Abb. 56: *Rousettus aegyptiacus*

Falten vorhanden, aber bei den nachfolgenden unterbrochenen sind 3 gut ausgebildet; eine 4. hinter der 6. Falte gelegene ist noch nicht vollständig entwickelt, so daß hier je nach dem Entwicklungsstand die Formel lauten könnte: 4-3/4-1 oder 4-4/3-1. Jedenfalls ist die Tendenz zur Anlage von 4 unterbrochenen Falten im Mittelfeld des Gaumens bei der Nominatrasse unverkennbar.

Bei 3 Exemplaren der Rasse *leachi* haben 2 die Formel 4-3-1 und ein Exemplar hat die Formel 4-4-1. Nach Andersen kann die 4. Falte unterbrochen sein, so daß sich die Formel 3-4-1 ergibt.

Von der westlichen Rasse *unicolor* (Synonym *occidentalis)* wurden 61 Exemplare untersucht, von denen 39 die Formel 4-3-1 haben; bei 5 weiteren ist es zu einer unwesentlichen Abweichung dadurch gekommen, daß schon die 4. Falte in der Mitte geteilt ist: Formel 3-4-1. Bei 16 Tieren zeigt sich hinter der 6. Falte die beginnende Ausbildung einer zusätzlichen Falte (Formel 4-3/4-1 oder 4-4/3-1), und bei einem Stück ist diese zusätzliche Falte voll ausgebildet, so daß sich die Formel 4-4-1 ergibt.

Es ist schwer zu entscheiden, ob die Ausbildung einer 4. mittleren Falte als primär und ihre Reduktion als sekundärer Entwicklungsstand anzusehen oder ob die umgekehrte Tendenz von 3 auf 4 Falten anzunehmen ist.

Ein von mir untersuchtes Exemplar von *Rousettus lanosus kempi* hat die bereits schon von Andersen (1912) für *kempi* angegebene Gaumenfaltenformel 4-3-1 und entspricht damit den 2 oben erwähnten Exemplaren von *leachi*. Möglicherweise werden sich beim Vorliegen größerer Serien auch bei dieser Art individuelle Variationen finden.

Lissonycteris angolensis

Charakteristisch für diese Art ist die Erscheinung, daß nicht wie bei der vorhergehenden nur eine, sondern 2, und zwar dicht beieinanderliegende Abschlußfalten auftreten. Ferner ist die Zahl der vorderen durchgehenden Falten in den meisten Fällen 3 und die der im mittleren Gaumenbereich gelegenen unterbrochenen Falten 4, so daß die Formel 3-4-2 lautet. Von 64 untersuchten Exemplaren trifft dies für 57 zu. 3 Exemplare zeigen eine geringe Abweichung, indem die 4. Falte durchgehend ist; daher wäre hier die Formel 4-3-2 anzuwenden. Nur 3 Exemplare zeigen eine Faltenverminderung im mittleren Gaumenbereich auf 3 (Formel 3-3-2) und ein einziges Exemplar eine Vermehrung der vorderen Falten auf 4 (Formel 4-4-2).

Myonycteris torquatus

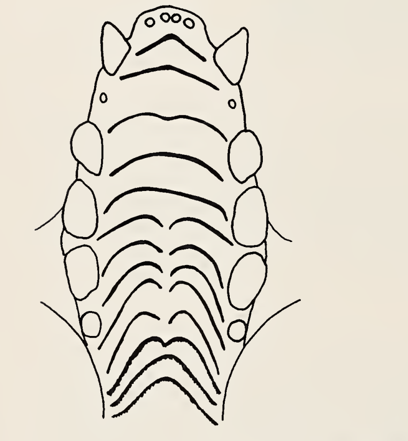
Im Grundtyp gleicht das Gaumenfaltenmuster von *Myonycteris* dem der vorhergehenden Arten, und nach Andersen lautet die Formel 4-3-2. Demgegenüber stellte ich bei 4 untersuchten Exemplaren von *M. torquatus* zwar ebenfalls 9 Falten, jedoch die Formel 3-4-2 fest. Dies läßt wiederum

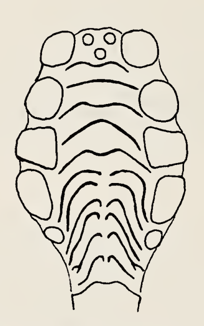
eine gewisse individuelle Variation vermuten. Allerdings ist nicht bekannt, welche *Myonycteris*-Form den Untersuchungen Andersens zugrunde lag.

Pteropus

Das Faltenmuster der formenreichen Gattung *Pteropus* zeigt gegenüber den vorhergehenden Arten eine beträchtliche Vermehrung der Gaumenfalten und ist dadurch wesentlich verschieden (Abb. 57). Auch hier reicht das Faltenfeld weit nach hinten über das Zahnfeld hinaus. Da mir selbst nur wenige Stücke vorlagen, stütze ich mich im folgenden auf die Angaben von Andersen.

Nach diesem Autor kann man bei *Pteropus* 3 unterschiedliche Gruppen von Gaumenfaltenmustern unterscheiden, wobei es vor allem auf die unterschiedliche Faltenzahl ankommt. Die häufigste Gaumenfaltenformel lautet 5-5-3, dies bedeutet 5 vordere ungeteilte, 5 mittlere in der Mitte unterbrochene und 3 nahe dem Hinterrand des harten Gaumens gelegene zusam-





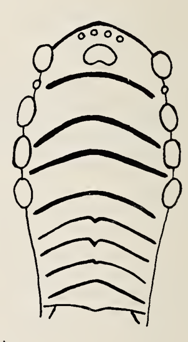


Abb. 57: *Pteropus hypomelanus* (nach Andersen)

Abb. 58: *Dobsonia exoleta* (nach Andersen)

Abb. 59: *Plerotes anchietae* (nach Andersen)

menhängende und spitz ansteigende Falten. Diese Formel soll charakteristisch sein für die Arten (bzw. Formen) *Pt. alecto, anetianus, chrysauchen, dasymallus, formosus, giganteus, griseus, hypomelanus, keyensis, melanopogon, melanotus, nawaiensis, pilosus, pselaphon, rayneri, rodricensis, rubianus, tonganus, vampyrus* und *voeltzkowi*. Es kann jedoch in dieser Gruppe vorkommen, daß sich zwischen der normalen 9. und 10. Falte eine mehr oder weniger vollständig entwickelte Zusatzfalte ausbildet, was dann zu der Formel 5-6-3 führt (beobachtet z. B. bei *tonganus, giganteus* und

vampyrus). Regelmäßig scheint diese Formel bei Pt. *auratus, rufus, lombocensis* und *solitarius* vorzukommen. Auch hier sind aber Variationen bezüglich ungeteilter und geteilter Falten vorhanden.

Bei der 2. Gruppe lautet die Gaumenfaltenformel 5-4-2 (oder 3). Andersen gibt diese für *Pt. molossimus, insuralis, phoeocephalus, epularius, scapulatus* und *woodfordi* an, sagt jedoch, daß gelegentlich, wenn die 6. Falte nicht oder kaum in der Mitte unterbrochen ist *(insularis* und *phaeophalus),* die Formel 6-3-2 zur Anwendung kommen könne.

Zu einer 3. Gruppe mit der infolge Vermehrung von unterbrochenen Falten im mittleren Gaumenbereich stärker abweichenden Formel 5-8-3 rechnet Andersen *Pt. papuanus* und *neohibernicus.*

Wir wollen uns mit diesen Angaben Andersens begnügen. Die Untersuchungen weiterer Formen dieser Gattung unter Berücksichtigung der möglichen individuellen Variation sollte einer besonderen Bearbeitung vorbehalten bleiben. Vielleicht gelingt es auf diesem Wege die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Formen besser zu erkennen und die Zusammenfassung zu einigen wenigen Rassenkreisen durchzuführen.

Acerodon

Andersen (1912) untersuchte ein Exemplar von *A. jubatus* und stellte die Gaumenfaltenformel 5-8-3 fest, die damit der eben erwähnten 3. Gruppe von *Pteropus* entspricht. Die ersten 7 Falten liegen im Zahnbereich, die folgenden im postdentalen Raum.

Pteralopex

Bei dieser Gattung gibt Andersen (1912) die Formel 5-6-3 an. Von den 6 im Mittelfeld liegenden Falten sind die 5 vorderen geteilt, die 6. nicht unterbrochen. Die hintersten Falten liegen nahe dem Abschluß des harten Gaumens.

Dobsonia

Die Anordnung der Falten der Gattung *Dobsonia* gibt die von Andersen (1912) übernommene Zeichnung (Abb. 58) wieder. Das Gaumenfaltenmuster zeigt 5 durchgehende, 6 unterbrochene und eine durchgehende letzte Falte (Formel 5-6-1). Weitere Untersuchungen müssen zeigen, wie weit eine individuelle Variation vorkommt.

(Epomophorinae)

Unter den Epomophorinen finden sich bemerkenswerte Abwandlungen im Gaumenfaltenmuster, und zwar nicht nur bei den Gattungen, sondern auch gelegentlich innerhalb einer Gattung, Abwandlungen, die hauptsächlich die postdentalen Falten betreffen.

Plerotes anchietae

Die nur durch eine Art vertretene und zu den Epomophoriden gestellte seltene Gattung leitet sich nach Andersen von einem primitiven *Rousettus*-Typ ab. Durch eine Anzahl morphologischer Merkmale unterscheidet sie sich von den anderen Vertretern der Unterfamilie. Auch das von Andersen abgebildete Gaumenfaltenmuster zeigt einen völlig anderen und primitiven Charakter (Abb. 59). Es sind 8 durchgehende bogenförmige Falten vorhanden, von denen die ersten 4 derb ausgebildet sind; die 4. setzt unmittelbar hinter dem letzten Molar an, ragt aber in das hintere dentale Gaumenfeld herein. Die hinteren postdentalen Falten sind dünn, etwas ausgezackt und teilweise in der Mitte eingedellt. Es handelt sich um ein sehr einfaches Primärmuster.

Epomops

Die mir in 36 Exemplaren vorliegende Art *franqueti* hat 4 interdentale Falten: Die ersten 3 sind derb, verlaufen mehr oder weniger horizontal und sind durchgehend, die 4. ist dünn gezähnelt und in der Mitte unterbrochen. Die postdentalen Falten sind sämtlich gezähnelt und variieren stärker, sowohl bezüglich der Zahl als auch in der Anordnung. Die Faltenzahl beträgt insgesamt 9 bis 10 (Abb. 60).

Nur wenig unterschiedlich von dem eben besprochenen ist das Gaumenfaltenmuster von *E. buettikoferi,* doch wäre hier zur Feststellung der Variationsbreite ein größeres Material zu untersuchen, um von realen Unterschieden sprechen zu können.

Dagegen zeigt das Muster von *E. dobsoni* wesentliche Unterschiede, die Andersen folgendermaßen beschreibt: „Three thick and prominent interdental ridges, the second very distinctly bifurcate at either extremity; fourth and fifth ridges postdental, thick and triangularly prominent; one or two thin and serrate ridges near posterior edge of palate".

Hypsignatus monstrosus

Das Gaumenfaltenmuster entspricht am ehesten dem von *Epomops* mit 3 derben interdentalen und etwa 7 sämtlich gezähnelten postdentalen Falten, von denen die erste von ihnen in den Zahnbereich hineinreicht. Bei einigen mir vorliegenden Stücken ist der Verlauf unsymmetrisch, und einige Falten können in der Mitte unterbrochen sein.

Epomophorus

Auch in der Gattung *Epomophorus (gambianus, labiatus, wahlbergi, angolensis, minor)* zeigen die einzelnen Arten ein unterschiedliches Muster, das daher bei taxonomischen Fragen eine nicht unwichtige Rolle spielt. Es sind sehr derbe und prominente Falten im inter- und postdentalen Raum

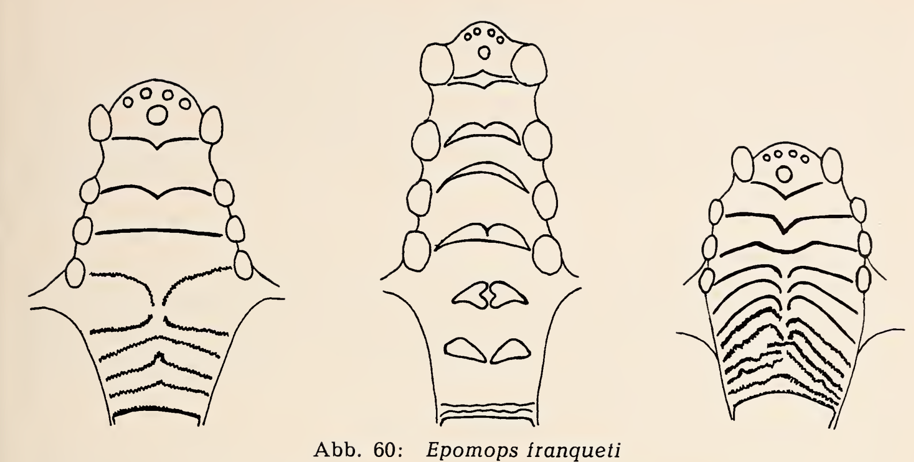


Abb. 60: *Epomops franqueti*

Abb. 61: *Epomophorus gambianus* (nach Andersen)

Abb. 62: *Nanonycteris veldkampi*

vorhanden, deren Gestalt und Entfernung voneinander bei der Determination beachtet werden muß (vgl. Andersen). Nahe dem Gaumenabschluß finden sich ferner 2—3 sehr eng beieinander stehende dünne gesägte Falten. Als Beispiel zeigt Abb. 61 das Gaumenfaltenmuster von *E. gambianus.*

Nanonycteris veldkampi

Zwei von mir untersuchte Exemplare stimmen mit der von Andersen gegebenen Beschreibung gut überein. Es sind vorn 3 sehr derbe zusammenhängende Falten und dahinter 8 bis 9 mit den Schenkeln meist in der Mitte nach hinten umbiegende, eng zusammenstoßende, teilweise und besonders im hinteren Gaumenbereich gezähnelte Falten vorhanden (Abb. 62).

Scotonycteris

Die beiden von mir in mehreren Exemplaren untersuchten Arten *zenkeri* und *ophiodon* haben ein etwas unterschiedliches Faltenmuster.

Die kleinere Art *zenkeri,* von der 7 Exemplare vorlagen, hat in der Regel 4 interdentale Falten, von denen die erste konkav, die 3 weiteren konvex gebogen sind. Bisweilen ist bereits die 4. Falte gezähnelt, was für die hinteren stets zutrifft. Es folgen zunächst 2 oder 3 teils ungeteilte, teils in 2 Schenkel aufgelöste Falten. Nach einer für die Art offenbar sehr charakteristischen faltenfreien Zone bilden dann 4 bis 6 Falten den Abschluß des Gaumenfeldes.

Für die Untersuchung von *Sc. ophiodon* lagen 2 Exemplare vor, die im Gaumenfaltenmuster weitgehend übereinstimmen und der Originalbeschreibung entsprechen. Es sind 4 bis 5 vordere interdentale Falten zu unter-

scheiden, die von vorn nach hinten an Stärke abnehmen. Die dahinterliegenden dünnen und gezähnelten postdentalen Falten sind nicht symmetrisch und regelmäßig gestaltet, sondern bisweilen unterbrochen oder laufen ineinander, so daß es schwierig ist, die genaue Anzahl anzugeben, zumal auf dem hintersten Gaumenfeld die eigentliche Faltenbildung in viele einzeln stehende Zähnchen übergeht. Man kann etwa 11 bis 13 postdentale Falten erkennen (Abb. 63).

Casinycteris argynnis

Das Gaumenfaltenmuster des einzigen Vertreters der Gattung ähnelt dem von *Scotonycteris ophiodon*. Nach Andersen (1912) sind 5 interdentale und eine große Anzahl irregulär verlaufender dünner und gezähnelter postdentaler Falten zu unterscheiden.

Micropteropus pusillus

Die nur durch eine Art vertretene Gattung ist hier als letzte der Epomophorinen aufgeführt, weil das Faltenmuster ganz extrem von den übrigen Formen abweicht. Es sind 5 Falten zu erkennen. Die erste ist durchgehend, setzt am Hinterrand der Canini an und läuft spitz nach hinten aus. Die 4 übrigen sind nur jeweils am Rande als verdickte Schenkel angelegt, die von vorn nach hinten an Stärke abnehmen und durch eine breite, sich nach hinten verschmälernde Rinne getrennt sind (Abb. 64). Am Ende des harten Gaumens befinden sich 3 bis 5 dünne gezähnelte Fältchen, die teilweise nicht unterbrochen, teilweise aber auch nur als kurze Stückchen angelegt sind.

(Cynopterinae)

Cynopterus brachyotis

Das von mir untersuchte Exemplar stimmt mit der von Andersen gegebenen Beschreibung und Zeichnung gut überein. Es sind 10 durchgehende,

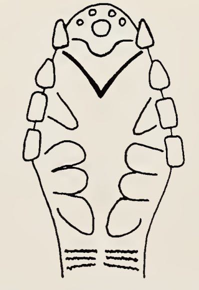
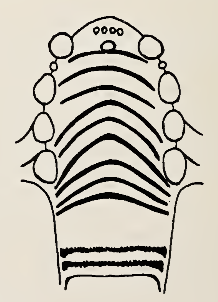




Abb. 63: *Scotonycteris ophiodon*
Abb. 64: *Micropteropus pusillus*
Abb. 65: *Cynopterus brachyotis*

nach vorn mehr und mehr konvex gebogene Falten vorhanden, von denen die letzten bereits im postdentalen Raum liegen. Nahe dem Abschluß des hinteren Gaumens befinden sich in großem Abstand von den vorderen noch 2 bis 3 horizontal verlaufende, gezähnelte Falten, die nach Andersen in der Mitte deutlich unterbrochen sind, bei meinem Exemplar jedoch durchgehen (Abb. 65).

Ptenochirus jagori, Megaerops ecaudatus, Valionycteris maculatus

Nach Andersen (1912) ist das Gaumenfaltenmuster dieser 3 Gattungen dem von *Cynopterus* sehr ähnlich oder doch von ihm nicht wesentlich verschieden.

(Nyctimeniae)

Nyctimene

Andersen beschreibt unter Beifügung einer Abbildung und gestützt auf die Untersuchungen der Arten *varius, cyclotis* und *cephalotes,* das Gaumenfaltenmuster von *Nyctimene.* Es sind 13 bis 15 Falten zu unterscheiden, die den gesamten inter- und postdentalen Bereich des harten Gaumens ausfüllen. Die erste Falte setzt am Hinterrand der Canini an. Die folgenden sind konvex nach vorn gebogen und steigen nach hinten zunehmend steiler an, um dann wieder flacher und oft auch unsymmetrisch zu verlaufen. Die hinteren Falten sind in der Mitte durch einen schmalen Spalt unterbrochen, bzw. es stoßen die leicht nach hinten umgebogenen Schenkel in der Mitte zusammen.

Macroglossidae

Die Langzungen-Flughunde sind als Blütenbesucher bekannt und haben in Anpassung an die Nektarnahrung eine stark verlängerte Schnauzenpartie und eine lang vorstreckbare Zunge, die an der Spitze einen bürstenartigen Papillenbesatz hat. Das Gaumenfaltenmuster ist bei den Gattungen etwas verschieden. Die Angaben über die Falten sind abgesehen von der Art *Megaloglossus woermanni,* die mir in einer größeren Serie vorliegt, den Ausführungen von Andersen entnommen.

Macroglossus

Unter den Macroglossiden hat die Gattung *Macroglossus* das einfachste Muster. Es sind 8 ungeteilte Falten vorhanden (Abb. 66), davon sind 5 im interdentalen und 3 im postdentalen Bereich des Gaumens gelegen. Die Anordnung zu den Zähnen und der Abstand der einzelnen Falten voneinander zeigt die von Andersen übernommene Abbildung von *M. minimus.*

Eonycteris

Die Gattung *Eonycteris* hat 4 interdentale durchgehende und 3 postdentale unterbrochene Falten, deren Schenkel in der Mitte scharf nach hinten umgebogen sind und von denen die erste noch weit in den dentalen Bereich hineinragt. Eine 8. Falte liegt dicht am Rand des harten Gaumens. Das Muster ähnelt dem von *Rousettus*, und man könnte die Gaumenfaltenformel 4-3-1 anwenden.

Megaloglossus woermanni

Die nur durch eine Art vertretene Gattung unterscheidet sich von der vorhergehenden dadurch, daß hinter den 4 durchgehenden nur 2 unterbrochene Falten liegen (Abb. 67). Bei 17 von mir untersuchten Exemplaren ist eine nahezu völlige Übereinstimmung festzustellen.

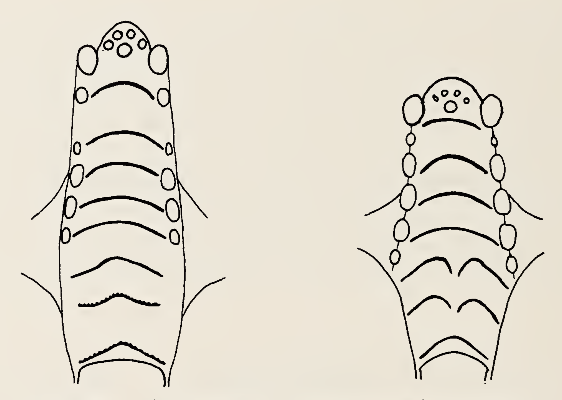


Abb. 66: *Macroglossus minimus* (nach Andersen)

Abb. 67: *Megaloglossus woermanni*

Syconycteris

Nach der von Andersen gegebenen Abbildung von *S. crassa* sind 5 durchgehende, 2 in der Mitte unterbrochene Falten und eine wiederum durchgehende gesägte Falte ausgebildet.

Das gleiche Muster zeigen die Gattungen *Melonycteris* und *Nesonycteris*, nur mit dem Unterschied, daß bei letzterer die 7. Falte in der Mitte nicht unterbrochen ist. Bei *Notopteris* sind 3 mittlere Falten vorhanden, die von den 5 vorderen durch einen größeren Abstand getrennt sind und von denen nur die 7. Falte unterbrochen ist. Als 9. schließt dann wieder eine durchgehende nahe dem Abschluß des hinteren Gaumens gelegene Falte das Muster ab.

Harpyionycteridae

Harpyionycteris whiteheadi

Das von Sanborn (1958) abgebildete, aber leider nicht beschriebene Faltenmuster ähnelt dem der *Rousettus*-Verwandten (Abb. 68). Obgleich der vorderste Gaumenbereich nicht klar zu entschlüsseln ist, dürften 4 durchgehende, konvex nach vorn gebogene Falten vorhanden sein. Es folgen 4 in der Mitte unterbrochene und stark aboralwärts umgebogene Falten, die bis in den postdentalen Raum reichen. Als Abschluß sind 2 dünne Fältchen angedeutet, wie wir dies z. B. bei *Lissonycteris angolensis* finden.

DERMOPTERA

Cynocephalidae

Cynocephalus volans

Es standen mir 4 Exemplare zur Verfügung, davon 2 ad., ein semiad. und ein pull. Sie zeigen, bis auf das jüngste Exemplar, bei dem die Falten — vielleicht infolge der Konservierung — nicht sehr deutlich hervortreten, ein sehr ausgeprägtes und weitgehend übereinstimmendes Gaumenfaltenmuster. Es weist Besonderheiten auf, die bisher bei keiner anderen Art gefunden wurden und daher für *Cynocephalus* als charakteristisch angesehen werden kann.

Wie die Abb. 69 zeigt, ist eine deutliche Papilla palatina vorhanden, die etwa die Form eines auf die Spitze gestellten Quadrats hat. Die ersten 3 bis 4 eng beieinanderstehenden und weniger scharf profilierten Gaumenfalten sind konvex nach vorn gebogen. Die erste berührt die Papilla palatina oder ist noch etwas weiter nach vorn gerückt und wird daher von der unteren Spitze der Papilla unterbrochen. Bemerkenswert ist, daß der obere Rand dieser vorderen Falten schwach längs gespalten ist und die Ränder der Spaltenhälften etwas gewellt verlaufen. Es folgen nach hinten 5 bis 6 weitere Falten, deren Schenkel in der Mitte steil nach vorn ansteigen; bei den vorderen berühren sich diese in der Mitte, bei den 2 letzten sind die Schenkel in der Mittellinie unterbrochen. Es kommen kleinere individuelle Unterschiede im Verlauf der Falten vor, die Gesamtzahl der Falten scheint jedoch mit 9 konstant zu bleiben, und der allgemeine Grundtyp des Musters ist völlig übereinstimmend.

Der durch knöcherne Aufwölbung des hinteren Randes des Gaumendaches gebildete rundlich-längliche Epithelwulst ist nicht als Falte mitzuzählen.

Die beiden rezenten Vertreter der Ordnung, *Cynocephalus volans* und *C. temminckii,* sind rein herbivor und ernähren sich von Blättern, Knospen und jungen Samenhülsen (vgl. Grzimeks Tierleben). Es ist anzunehmen,

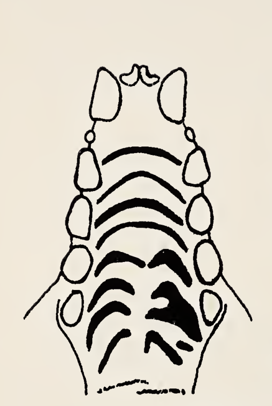






Abb. 68: *Harpyionycteris whiteheadi* (nach Sanborn)

Abb. 69: *Cynocephalus volans*

Abb. 70: *Dasypus novemcinctus* (aus Retzius)

daß die in der Mitte steil ansteigenden und seitlich nach hinten zu den Backenzähnen führenden mittleren Falten die Funktion von Leitplanken haben, die die Nahrung zu den Kauzähnen gleiten lassen. Die vorderen dürften zusammen mit den schaufelförmigen und fast horizontal stehenden und kammartig ausgezackten Incisiven des Unterkiefers bei der Nahrungserlangung eine Rolle spielen, jedoch liegen hierüber noch keine Beobachtungen vor.

EDENTATA

Die Vertreter der 3 neuweltlichen Familien der Edentata sind letzte Überreste einst artenreicher Gruppen und jeweils hochspezialisiert, vor allem auch bezüglich der Ernährungsweise, ähnlich wie wir dies auch bei den Familien der Monotremata gesehen hatten. Von 4 Arten ist das Gaumenfaltenmuster bereits von Retzius beschrieben und abgebildet worden. Es gelang, weiteres Material für neue Untersuchungen heranzuziehen.

Dasypodidae

Die Gürteltiere als Vertreter der Infraordnung „Cingulata" ernähren sich von Insekten, Schnecken und Würmern, aber z. T. auch von pflanzlichen

Stoffen. Einige, wie z. B. das Riesengürteltier, haben sich vor allem auf Termiten spezialisiert. Trotzdem haben unter den Edentaten die Dasypodiden die primäre Form des Gaumenfaltenmusters am besten bewahrt.

Dasypus novemcinctus

Retzius hat — unter dem Namen *Tatusia peba* — von einem nahezu geburtsreifen Foetus das Gaumenfaltenmuster beschrieben. Wir haben es mit 8 Falten zu tun, von denen die beiden ersten in der Mitte etwas unterbrochen oder rückgebildet sind, wohingegen die 6 folgenden die volle Ausbildung zeigen. Von ihnen sind die ersten 4 durchgehend, die letzten 2 in der Mitte unterbrochen (Abb. 70).

Während des postnatalen Wachstums verlängert sich die vordere Kopf- bzw. Schnauzenpartie erheblich und entsprechend nimmt der Abstand besonders der vorderen Falten voneinander stärker zu. Dieses zeigt ein von mir untersuchtes erwachsenes Exemplar, das im übrigen die gleiche Faltenzahl wie der Foetus erkennen läßt. Jedoch stehen bei diesem Stück die hinteren Falten nicht ganz symmetrisch zueinander, und die Schenkel der vorletzten sind etwas reduziert und reichen seitlich nicht bis an die Zahnreihe heran.

Euphractus

Für die Art *villosus* stütze ich mich wieder auf die Beschreibung und Abbildung von Retzius. Die zwischen den Vorderzähnen gelegene Papillenregion zeigt eine etwas viereckig gestaltete Papilla palatina und einige kleine warzenähnliche Höcker. Dahinter beginnt das Faltenfeld mit 8 teils quer verlaufenden, teils nach vorn konvex gewölbten Falten; die letzten 2 steigen etwas spitz nach vorne an. Die letzte Falte setzt seitlich zwischen dem vorletzten und letzten Molaren an. Die zugeschärften Kanten der 6 vorderen Falten ragen nach oben, die der 2 letzten sind nach vorn gerichtet.

Ein von mir untersuchtes Exemplar (Neonat) von *Eu. sexcinctus* läßt ebenfalls 8 Falten erkennen. Die letzten beiden Falten sind in der Mitte durch einen schmalen Spalt in 2 Schenkel geteilt. Wie bei der vorhergehenden Art steigen sie etwas spitz nach vorn an; die Kanten der vorderen Falten sind dagegen nach hinten gerichtet. Zwischen den Falten ist der Gaumen mit kleinen niedrigen Papillen besetzt. Linton gibt für die gleiche Art ebenfalls 8 Falten an.

Tolypeutes sp.

Ein von mir untersuchtes Kugelgürteltier zeigt einen etwas gestörten Faltenverlauf. Rechnet man die kleine hinter der durch einige Erhebungen gekennzeichneten Papillenregion liegende Auffaltung nicht mit, so kommt man wiederum auf 8 Hauptfalten. Eine Störung findet sich durch unvollständigen oder verzerrten Verlauf bei der 2. und 3. und der 6. und 7. Falte.

Bei den letzten beiden sind rechter und linker Schenkel gegeneinander versetzt. Außerdem befinden sich zwischen den mittleren Falten einige rudimentäre Faltenreste oder aber Anlagen zu neuen Falten. Zur genaueren Beurteilung müßten weitere Exemplare untersucht werden. Auch bei *Tolypeutes* sind die Felder zwischen den Falten mit kleinen Papillenkörnchen besetzt.

Priodontes giganteus

Bei dem mir zur Verfügung stehenden adulten Riesengürteltier sind von den 8 angelegten Falten die vorderste sehr kurz, die 2. auf zwei seitliche Erhebungen reduziert und die 8. nur sehr schwach profiliert. Dagegen treten die Falten 3—7 stark hervor. Ihre in der Mitte vereinigten Schenkel bilden einen nach vorn gerichteten rechten Winkel. Die scharfen Faltenkanten stehen nach hinten und dürften ähnlich wie bei anderen Ameisen- und Termitenfressern als Zungenkratzer dienen.

Chlamyphorus truncatus

Das zur Verfügung stehende Exemplar zeigt ein sehr symmetrisches Gaumenfaltenmuster (Abb. 71). Auch hier wird der vordere kleine Bogen als erste Falte nicht mitgezählt. Es folgen 6 dicke durchgehende Falten, von denen die erste konvex nach vorn gebogen ist. Die nachfolgenden 3 ver-



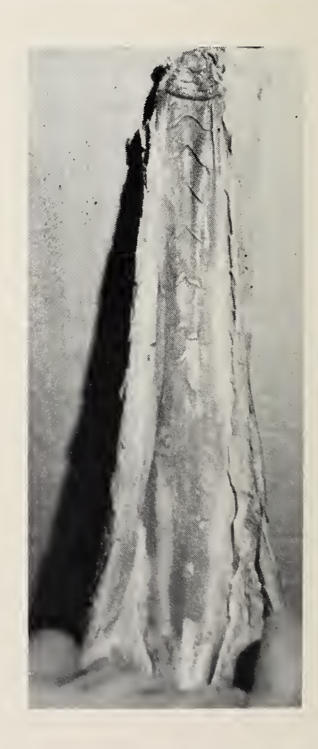


Abb. 71 links): *Chlamyphorus truncatus*
Abb. 72 (rechts): *Myrmecophaga tridactyla*

laufen mehr horizontal und die letzte konvex nach hinten. Die 2 hintersten Falten (7 und 8) sind nur am Rande angelegt und reichen nicht bis zur Mitte; die 8. ist sogar nur als ganz kurze Verdickung angedeutet.

Myrmecophagidae

Bei den 3 Vertretern der zur Teilordnung „Vermilingua" gerechneten Ameisenbären macht sich offenbar als Auswirkung einer sehr hohen Nahrungsspezialisierung, nämlich der Aufnahme von Termiten und Ameisen, eine Rückbildung der Gaumenfalten bemerkbar, die jedoch nicht zu deren völligem Verschwinden geführt hat. Äußere Kennzeichen der Nahrungsanpassung sind u. a. die gestreckte bis röhrenförmig verlängerte Schnauze mit sehr kleiner Mundspalte, die lang vorstreckbare wurmförmige Zunge und der Schwund der Zähne. Nur beim Zwergameisenbären ist die Schnauzenpartie kürzer und ist die Mundöffnung breiter.

Es ist durchaus anzunehmen, daß auch hier die Gaumenfalten noch eine gewisse funktionelle Bedeutung haben. So schreibt Möller (in Grzimeks Tierleben, Band XI) bei der Abhandlung von *Myrmecophaga tridactyla:* „Wie an einer Leimrute werden die kleinen Insekten durch den zähen, klebrigen Überzug der Zunge festgehalten. Scharfe, nach hinten gerichtete Hornpapillen am Gaumendach und an den Wangenfalten, sogenannte Zungenkratzer, schaben die Insekten ab, sobald der spangenartig schmale Unterkiefer die Zunge nach oben drückt" (p. 192).

Myrmecophaga tridactyla

Unter der durch einen Wall abgegrenzten Papillenregion sind 5 schmale, mit der scharfen Kante nach hinten gerichtete, im spitzen Winkel nach vorn ansteigende Falten zu erkennen. Dahinter liegen noch einige kleine Bruchstücke, offenbar rudimentäre Faltenbildungen (Abb. 72).

Tamandua tetradactyla

Das Gaumendach ist zu einer Längsmulde ausgewölbt, die von einem vorderen Querwulst aus den ganzen Gaumen durchzieht und sich nach hinten etwas verschmälert. Hinter dem Wulst liegen 3 dünne, die Längsfurche quer durchlaufende Falten. Die erste ist am besten ausgebildet und etwas konvex nach vorn gebogen, die 2. und 3. sind nur kurz und etwas spitz nach vorn gerichtet. Dahinter befinden sich nur kurze seitliche, vom Rand der Längsfurche ausgehende Faltenreste.

Cyclopes didactylus

Nach der von Retzius gegebenen Zeichnung (Abb. 73) können wir mit Sicherheit 3 durchgehende Falten unterscheiden, die mit ihrer Kante nach hinten gerichtet sind, sich gewissermaßen dachziegelartig überdecken und





Abb. 73: *Cyclopes didactylus* (aus Retzius)

Abb. 74: *Bradypus tridactylus*

in der Mitte eine oralwärts gerichtete Einkerbung haben. Ob die vorderste Gaumenpartie mit ihren faltenartigen Bildungen und zahlreichen kleinen Höckerchen zur Papillenregion gehört, ist schwer zu entscheiden. Retzius möchte noch eine vordere Gaumenfalte erkennen, so daß er insgesamt von 4 Falten spricht. In der Längsrichtung des Gaumens zieht sich eine Mittelfirste entlang, die sich auch auf den genannten Gaumenfalten abzeichnet und sich in den faltenfreien Raum als Längswall fortsetzt. Ganz allgemein ist also das Gaumenfaltenmuster sehr spezialisiert. Möglicherweise dienen auch hier die nach hinten gerichteten Kanten der wenigen Gaumenleisten zum Abstreifen der Nahrungstierchen von der Zunge.

Bradypodidae

Bradypus tridactylus

Das Dreizehenfaultier, das mit seinen Verwandten zur Teilordnung „Phyllophaga" gehört, liegt mir in einem Jungtier vor; außerdem wurden von Retzius die Beschreibung und Abbildung eines adulten Weibchens gegeben. Übereinstimmend ist festzustellen, daß kein typisches Gaumenfaltenmuster zu erkennen ist (Abb. 74). Bei meinem Tier sind etwa 9 bis 10 seitliche, an den Zähnen ansetzende undeutlich verlaufende Aufwölbungen zu erkennen,

die zweifellos als rudimentäre Gaumenfalten anzusehen sind. Retzius schreibt: „Der Gaumen zeigt ein sehr sonderbares Aussehen. Die zwischen den Zahnreihen gelegene, vordere und mittlere Partie desselben ist mit zahlreichen kleineren und größeren, runden, ovalen oder länglichen Höckern und Erhabenheiten besetzt, bei denen man kaum eine Andeutung von regelmäßiger Anordnung erkennt. Bei näherer Betrachtung lassen sich zwar, besonders vorn, einige Querreihen unter diesen Höckern nachweisen, eine wirkliche Anordnung zu Leisten gibt es aber nicht. Unter den vordersten läßt sich auch eine mediane Erhabenheit als Papilla palatina bezeichnen. An der hinter den Zähnen befindlichen Gaumenfläche sind keine Höcker oder Leisten vorhanden" (p. 132). Er bezeichnet diesen Typ des Gaumenfaltenmusters mit Recht als eine Reduktionsform, „da sich die Leisten . . . in einzelne, unregelmäßig angeordnete Höcker aufgelöst haben" (p. 132). Daß diese Gebilde auf dem harten Gaumen noch eine funktionelle Bedeutung haben, ist kaum anzunehmen.

PHOLIDOTA

Manidae

Manis

Auch die Schuppentiere sind einseitig hoch entwickelte Nahrungsspezialisten, und zwar wiederum Ameisen- und Termitenfresser mit ähnlichen morphologischen Anpassungen wie z. B. die Myrmecophagiden (lange Schnauzenpartie, weit vorstreckbare Zunge, Zahnlosigkeit).

Von *Manis javanica* hat bereits Retzius das Gaumenfaltenmuster beschrieben und abgebildet: „Am erwachsenen Tier zeigt der Gaumen eine spindelförmige Gestalt mit starker Verschmälerung der hinteren Partie. Am vordersten Ende der Gaumenfläche finden sich die paarigen Foramina canal. naso-palatin. und zwischen ihnen eine schmale, längliche Papilla palatina. Dahinter ist die Fläche von einer langen Reihe quer gestellter, mehr oder weniger gebogener, mit der Konkavität der Bogen nach hinten gerichteter Leisten besetzt, deren scharfer Rand auch nach hinten sieht. Man kann hier 10 dieser Leisten zählen; hinter der 10. findet sich aber noch eine, sehr kurze, rudimentäre Leiste" (p. 131). Bei einem von mir untersuchten Exemplar von *M. javanica* wurden ebenfalls 10 dünne, aber gut entwickelte Falten festgestellt, von denen die ersten 8 leicht, die 9. dagegen stark konvex nach vorn gebogen sind; die 10. Falte mit ihren beiden Schenkeln verläuft in der Mitte spitz nach vorn.

Bei einem erwachsenen Exemplar der afrikanischen Art *Manis tricuspis* sind 8 Falten festzustellen, von denen die erste nur sehr kurz, die 5. nur auf



Abb. 75: *Manis tricuspis*

der rechten Seite deutlich angelegt ist. Auch hier stehen die Kanten der Falten nach hinten (Abb. 75).

Es ist anzunehmen, daß auch für Manis die Bedeutung der Falten darin besteht, die mit der Zunge aufgenommenen Insekten abzustreifen.

RODENTIA

In der Ordnung der Rodentier, die mit etwa 1 800 Spezies die artenreichste unter den Säugetieren ist, finden wir trotz der weltweiten Verbreitung und der unterschiedlichsten Biotope mit entsprechenden morphologisch-funktionellen Anpassungen und Spezialisierungen ein recht einheitliches Grundmuster, das allerdings bei einer Reihe von Formen unterschiedliche Um- und Rückbildungserscheinungen erkennen läßt.

Die nachstehende Bearbeitung stützt sich außer auf die relativ spärlichen Literaturangaben, unter denen die Arbeit von Tullberg hervorzuheben ist, vor allem auf eigene Untersuchungen.

Retzius schreibt einleitend zur Abhandlung der 5 von ihm untersuchten Arten der Rodentier (bei ihm Simplicidentata): „Unter dem mir zugänglichen Material von Nagetieren stellt der Gaumen von *Sciurus* den primitivsten, am wenigsten differenzierten Typus dar. Er ähnelt in auffallender Weise sowohl dem der Marsupialier als auch dem der Insectivoren" (p. 140).

Wir können ihm darin nur insoweit zustimmen, daß der allgemeine Bauplan durchaus dem einfachen primären Typ nahesteht und von ihm ausgeht. Es ist jedoch bei der weitaus größten Zahl der Nager zu einer besonderen Ausprägung gekommen, die es gerechtfertigt erscheinen läßt, von einem differenzierten Primärtyp des Gaumenfaltenmusters zu sprechen. Bedingt wird dies rein äußerlich dadurch, daß wir bei Nagern durch Wegfall der Canini und durch das — als Folge der meist stärker zugespitzten Schnauzenpartie — meist sehr weite Vorrücken der 2 Incisivi einen mehr oder weniger langen zahnlosen vorderen Gaumenbereich, das Diastema, haben, an den sich der hintere Bereich des Gaumens anschließt, der von den Backenzahnreihen seitlich begrenzt wird. Aufgrund einer unterschiedlichen Faltenbildung in diesen beiden Gaumenbereichen kann man von antemolaren, im Diastemabereich liegenden Falten und von intermolaren Falten sprechen und eine Formel aufstellen (vgl. Eisentraut 1969, 1975), die das Faltenmuster charakterisiert.

So haben wir z. B. bei den meisten Muriden 2 kräftig ausgebildete durchgehende antemolare Falten und 5 unterbrochene dünnere intermolare Falten, was der Formel 2 — 5 = 7 entsprechen würde. Kommt es, wie beispielsweise bei *Praomys morio/tullbergi,* zu einer Vermehrung auf 7 intermolare Falten, werden wir die Formel 2 — 7 = 9 anwenden.

Dieses Gaumenfaltenmuster hat, wie erwähnt, bei einer Reihe von Nagetiergruppen Veränderungen erfahren, die vor allem auf einer zunehmenden Rückbildung von Falten beruhen. Dabei kommt es meist zu einer Verflachung bis zum völligen Verschwinden der intermolaren Falten, während sich die antemolaren Falten noch am längsten erhalten. Schließlich gibt es Formen, bei denen die Falten völlig verschwunden sind.

Tullberg (1899) hat sich bei seinen morphologisch-anatomischen Untersuchungen an Rodentiern auch mit den Gaumenfalten dieser Ordnung etwas näher beschäftigt. In seiner Arbeit über „Das System der Nagetiere, eine phylogenetische Studie" bildet er das Muster von 33 Arten ab, gibt im Text aber nur kurze Erklärungen und verzichtet darauf, die Gaumenfalten bei phylogenetischen Betrachtungen mitzuverwenden. Vielmehr bringt er lediglich die Bemerkung „Der Gaumen dürfte bei der Urform der Simplicidentaten wenigstens 3 vordere und einige hintere Querfalten gehabt haben, wie es die Mehrzahl der heutigen Formen noch hat" (p. 351). Noch einmal hat Tullberg dann 1893 eine Beschreibung und Abbildung vom Gaumenfaltenmuster einiger afrikanischer Muriden gegeben, ohne ihm auch in dieser Arbeit besondere Bedeutung beizumessen.

Die taxonomische Aufgliederung der Nager ist recht unterschiedlich beurteilt worden, je nach der Berücksichtigung und Bewertung einzelner Merkmale. Wir schließen uns hier der Aufteilung in die 4 Unterordnungen: Sciuromorpha, Myomorpha, Hystricomorpha und Caviomorpha an. Einige Gruppen sind nur unter Vorbehalt in eine dieser Unterordnungen unterzu-

bringen und ihre Eingliederung bleibt unsicher. Sicherlich werden auch in Zukunft unter neuen Gesichtspunkten manche Veränderungen in der systematischen Anordnung notwendig werden.

SCIUROMORPHA

Zur Unterordnung der Sciuromorphen rechnet man recht unterschiedliche Formen, über deren verwandtschaftliche Beziehungen zueinander noch keine Klarheit besteht. Einige enthalten nur wenige Spezies. Wir beginnen mit der artenreichen Superfamilie der Sciuroidea, die den Rodentiertyp des Gaumenfaltenmusters gut ausgeprägt hat und die beiden Faltenbereiche, nämlich den antemolaren und den intermolaren, sehr deutlich erkennen läßt.

Sciuridae

Über das Gaumenfaltenmuster liegen einige kurze Angaben von Tullberg, Linton und Retzius vor. Kürzlich habe ich selbst (Eisentraut 1975 a) über das Gaumenfaltenmuster bei einer größeren Anzahl von afrikanischen Vertretern der Sciuriden berichtet. Es konnte festgestellt werden, daß vor allem im intermolaren Faltenbereich — gelegentlich aber auch im antemolaren — unterschiedliche Faltenzahlen vorkommen können. Ferner muß hier betont werden, daß sich gewisse Differenzen bezüglich der Faltenzahl beim Vergleich mit Literaturangaben ergeben, die wieder aus der unterschiedlichen Beurteilung der vordersten und letzten Gaumenauffaltungen resultieren. So hat z. B. Tullberg stets den Abschlußbogen der meist sehr deutlich ausgeprägten Papillarregion als erste Falte mitgezählt, was ich aufgrund meiner vielen Vergleichsmöglichkeiten innerhalb der Sciuriden (aber auch bei Muriden) nicht für gerechtfertigt halte. Dieser Abschlußbogen, dessen rechter und linker Schenkel sich unmittelbar an die Papilla palatina anlehnen oder mit ihr verbunden sind, kann weit nach den Seiten ausschwingen, kann aber auch sehr kurz angelegt sein und dann überhaupt nicht das Aussehen einer Falte annehmen. In diesem Zusammenhang sei Linton zitiert, der bei der Abhandlung von *Sciurus vulgaris* sagt: „The incisor papilla relativly large and prominent, is blended with the first rugae through not so completely as in the myomorphs" (p. 232).

Gleiche Differenzen können, wie wir schon mehrfach hervorgehoben haben, entstehen, wenn die Abschlußaufwölbung des harten Gaumens als Falte mitgezählt wird. Es erscheint mir richtiger und den Tatsachen eher zu entsprechen, in beiden Fällen die entsprechenden faltenähnlichen Bildungen nicht in die Zahl der echten Gaumenfalten einzubeziehen. Soweit möglich, sollen nach diesem Maßstab auch die Literaturangaben ausgewertet werden.

Tabelle 1: Gaumenfaltermuster bei Sciuridae

Art	n	Gaumenfalten-formel	Nummer der durchg. Falten	Nummer der unterbr. Falten
Sciurus vulgaris	5	2 — 6 = 8	1 und 2	3 — 8
Sciurus langdorfi	1	2 — 6 = 8	1 und 2	3 — 8
Funambulus palmarum	2	2 — 5/6 = 7/8	1 — 2/3	3/4 — 7/8
Ratufa indica	1	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Ratufa bicolor	1	2 — 5 = 7	1 — 3	4 — 7
Protoxerus stangeri	2	3 — 5 = 8	1	2 — 8
Heliosciurus gambianus	13	2 — 4/5 = 6/7	1 — 3	4 — 6/7
Hel. rufobrachium	4	2 — 5 (6) = 7 (8)	1 — 3	4 — 7 (8)
Funisciurus isabella	4	2 — 5 = 7	1 — 3	4 — 7
Funisciurus lemniscatus	6	2 — 5 = 7	1 und 2/3	3/4 — 7
Funisciurus congicus	4	2 — 5 = 7	1 und 2 (3)	3 (4) — 7
Funisciurus anerythrus	7	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Funisciurus leucogenys	3	2 — 6 = 8	1 und 2	3 — 8
Funisciurus pyrrhopus	3	2 — 6 = 8	1 — 3	4 — 8
Tamiscus emini	2	2 — 4 = 6	1 und 2	3 — 6
Paraxerus ochraceus	1	2 — 5 = 7	1 — 3	4 — 7
Paraxerus flavittis	4	2 — 5/6 = 7/8	1 — 3	4 — 7/8
Paraxerus cepapi	5	2 — 6 = 8	1 — 3	4 — 8
Aethosciurus poensis	6	2 — 4/5 = 6/7	1 und 2	3 — 6/7
Montisciurus cooperi	8	2 — 9 = 11	1 und 2	3 — 11
Myosciurus pumilio	1	3 — 4 = 7	1 — 4	5 — 7
Callosciurus notatus	2	2 — 5 = 7	1 — 3	4 — 7
Callosciurus prevosti	1	2 — 5 = 7	1 — 3	4 — 7
Callosciurus macclellandi	1	2 — 5 = 7	1 — 4	5 — 7
Nannosciurus exilis	1	2 — 4 = 6	1 — 3	4 — 6
Nannosciurus melanotis	1	2 — 4 = 6	1 und 2	3 — 6
Xerus rutilus	1	2 — 8 = 10	1 und 2	3 — 10
Xerus erythropus	9	2 — 8/9 = 10/11	1 und 2	3 — 10/11
Xerus inauris	3	2 — 9 = 11	1 und 2	3 — 11
Atlantoxerus getulus	1	2 — 11 = 13	1 und 2	3 — 13
Marmota marmota	1	4 — 8 = 12	1 — 3	4 — 12
Marmota bobac	1	4 — 8 = 12		1 — 12
Cynomys ludovicianus	2	4 — 11 = 15	1 und 3	2, 4 — 15
Citellus citellus	1	3 — 7 (8) = 10/11	1 — 3	4 — 10 (11)
Tamias striatus	1	4 — 4 = 8	1 — 4	5 — 8
Petaurista petaurista	1	3 — 8 = 11	1 — 3	4 — 11
Glaucomys volans	2	3 — 7 — 10	1 — 3	4 — 10
Hylopetes sagitta	6	3 — 7 — 10	1 — 4	5 — 10

In Tabelle 1 sind zur besseren Übersicht die Gaumenfaltenformeln der untersuchten Arten und die Anzahl der durchgehenden und unterbrochenen Falten eingetragen. Ich beschränke mich daher im Text auf kurze Erläuterungen bei einigen der in der Tabelle aufgeführten Arten.

Sciurus

Die von mir untersuchten Vertreter von *Sciurus vulgaris* lassen 8 Falten erkennen (Abb. 76), und zwar 2 durchgehende derbe antemolare und 6 dünnere, in der Mitte unterbrochene intermolare, von denen die erste (= 3. Falte) in der Höhe des sehr kleinen P^3 beginnt, einen geschwungenen

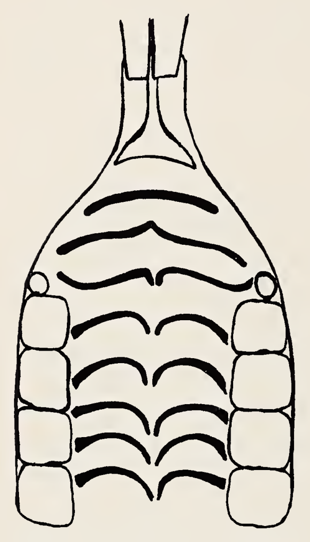


Abb. 76: *Sciurus vulgaris*

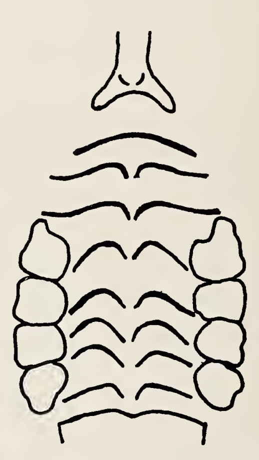


Abb. 77: *Protoxerus stangeri* (aus Eisentraut)

Verlauf hat und in der Mitte nur durch eine sehr schmale Furche in 2 Schenkel getrennt ist, während die 5 hinteren (4. bis 8. Falte) mit ihren in der Mitte deutlich voneinander getrennten Schenkeln etwas stärker nach hinten umbiegen. Die Gaumenfaltenformel lautet also: 2 — 6 = 8. Die bei den oben genannten Autoren unterschiedlich angegebenen Gaumenfaltenzahlen sind zweifellos auf die erwähnten unterschiedlichen Auslegungen zurückzuführen. Meine Abbildung entspricht nahezu genau der von Retzius gegebenen, wobei nur die von letzterem eingezeichneten, als rudimentäre Falten angesehenen und im hinteren Teil des harten Gaumens liegenden Reste bei meinen Stücken fehlen.

(Der von Schultz [1949] abgebildete Gaumen von *Sc. carolinensis* läßt 3 antemolare und 7 intermolare Falten erkennen; nur die 2 ersten sind durchgehend, alle anderen in der Mitte unterbrochen. Die Gaumenfalten-

formel müßte 3 — 7 = 10 lauten. Zur Bestätigung wäre hier jedoch Untersuchung an weiterem Material erforderlich.)

Es ist bemerkenswert, daß auch die südamerikanische Art *Sciurus* (früher *Hadrosciurus*) *langdorfi* das gleiche Faltenmuster wie *Sc. vulgaris* und die gleiche Formel 2 — 6 = 8 hat.

Funambulus

Von 2 Exemplaren der Art *F. palmarum* hat das eine die Formel 2 — 5 = 7, das andere läßt jedoch zwischen 6. und 7. Falte jederseits die Anlage zu einer Zwischenfalte erkennen, so daß hier die Formel 2 — 6 = 8 zur Anwendung kommen könnte.

Protoxerus

Wie schon von mir andernorts (Eisentraut 1975) ausgeführt, sind bei *P. stangeri* 3 antemolare und 5 intermolare Falten zu unterscheiden (Formel 3 — 5 = 8), jedoch ist zu berücksichtigen, daß die Gattung keinen P^3 besitzt, so daß die 3. antemolare der ersten intermolaren, z. B. bei *Sciurus vulgaris*, entsprechen dürfte, bei dem P^3 noch als kleiner Stiftzahn auftritt (Abb. 77).

Heliosciurus

Die Untersuchung von 13 Exemplaren von *H. gambianus* hat ergeben, daß die Zahl der intermolaren Falten 4 bis 5 betragen kann. Dagegen wurden bei 4 Vertretern von *H. rufobrachium* zwischen 5 und 6 gezählt.

Funisciurus

Bei *F. lemniscatus* und *F. congicus* kann die 3. Falte (= 1. intermolare) geteilt oder auch durchgehend sein. Ein Exemplar von den 4 untersuchten Stücken von *F. anerythrus* zeigt eine gewisse Tendenz zur Ausbildung einer zusätzlichen intermolaren Falte (zwischen der 6. und letzten) und zwar durch Einschieben eines kleinen Faltenstückes auf einer oder auf beiden Seiten. Diese Bildung ist bei *leucogenys* und *pyrrhopus* perfekt, so daß bei diesen 6 gut ausgebildete intermolare Falten vorhanden sind.

Paraxerus

Ähnlich wie bei *Funisciurus* haben wir innerhalb der Gattung *Paraxerus* die Entwicklung von 5 zu 6 (bzw. umgekehrt von 6 zu 5) intermolaren Falten.

Aethosciurus poensis

Von den 6 ausgewerteten Exemplaren haben 2 nur 4 intermolare Falten, 4 dagegen 5.

Montisciurus cooperi (Genus Montisciurus: vgl. Anhang)

Eine sehr bemerkenswerte, auf einzelne Montangebiete Westkameruns beschränkte Art, die sich durch die hohe Zahl der intermolaren Falten vor den bisher besprochenen Baumhörnchen auszeichnet (Abb. 78). Wie es bei hohen Faltenzahlen häufig der Fall ist, finden wir auch hier eine gewisse stärkere Variation und unsymmetrischen Verlauf des Faltenmusters.



Abb. 78: *Montisciurus cooperi* (aus Eisentraut)

Myosciurus pumilio

Die als 3. antemolare gezählte Falte dürfte der ersten intermolaren Falte bei den Arten entsprechen, bei denen noch ein P^3 vorhanden ist.

Callosciurus

Daß bei dem einen untersuchten Exemplar von *C. macclellandi* außer den 2 antemolaren und der 1. intermolaren auch die 2. intermolare Falte durchgehend ist, dürfte auf individueller Variation beruhen.

Nannosciurus

Sofern die 3. Falte als erste intermolare Falte gerechnet wird, lautet die Gaumenfaltenformel 2 — 4 = 6.

Die von Simpson (1945) zu je einer Tribus zusammengeschlossenen Xerini und Marmotini ebenso wie die Unterfamilie der Pteromyinae zeichnen sich durch hohe Faltenzahl oder abweichende Faltenmuster (Tamias) aus.

Xerus erythropus zeigt die Tendenz zur Vermehrung der Anzahl der intermolaren Falten von 8 auf 9, wie es die untersuchten Exemplare von *Xerus inauris* bereits verwirklicht haben (Abb. 79).



Abb. 79: *Xerus erythropus*

Atlantoxerus getulus

Die Faltenzahl übersteigt mit 13 (bis 14) diejenige von *Xerus*, wobei gegenüber letzterer Gattung die rechten und linken Schenkel etwas unsymmetrisch verlaufen (Abb. 80); einige Schenkel sind in Teilstücke aufgelöst. Es bestätigt sich auch hier die Regel: je höher die Faltenzahl, um so häufiger treten Unregelmäßigkeiten oder Störungen im Faltenverlauf auf.

Marmota

Ungewöhnlich ist die erhöhte Zahl der antemolaren Falten, die teils durchgehend, teils durchbrochen sind. Die von Tullberg (1899) gegebene Abbildung von *M. marmota* zeigt, daß die intermolaren Falten etwas alter-

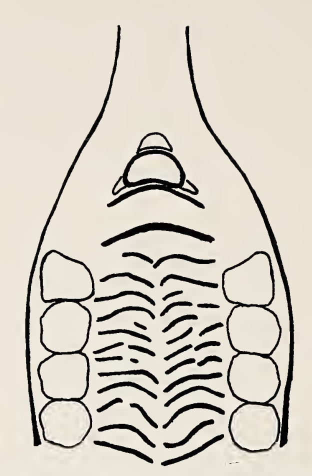


Abb. 80: *Atlantoxerus getulus*

nierend stehen. Eine Abbildung des Gaumens von *M. bobac* bringt Schulze (1916). Sie zeigt, daß auch die antemolaren Falten in der Mitte getrennt und ihre Schenkel etwas gegeneinander versetzt sind.

Cynomys ludovicianus

Die von Schulze (1916) gegebene Abbildung läßt ebenfalls eine sehr hohe Gaumenfaltenzahl und ein etwas gestörtes Muster im antemolaren Bereich erkennen. Während bei ihm die intermolaren Falten eine sehr regelmäßige Anordnung zeigen, spricht Tullberg, der keine Abbildung gibt, von „zahlreichen ziemlich unregelmäßigen hinteren Falten".

Citellus

Die von Schulze (1916) gegebene Abbildung des Gaumens von *C. citellus* läßt links 8, rechts 7 intermolare Falten erkennen. Die ohne beigefügte Abbildung des Gaumens von *C. tridecimlineatus* gegebene kurze Beschreibung von Tullberg (1899) besagt: „Der Gaumen hat 5 vordere und 5 in der Mitte unterbrochene hintere Falten" (p. 309). Da hieraus keine genaue Aufteilung in antemolare und intermolare Falten zu ersehen ist, müssen wir uns mit dieser Angabe begnügen, die jedoch, wie zu erwarten, ebenfalls eine relativ hohe Faltenzahl nennt.

Tamias striatus

Das mir zur Verfügung stehende Exemplar (Abb. 81) läßt hinter dem Abschlußbogen der Papillenregion 4 in der Mitte eingeknickte, aber durchgehende antemolare Falten und 4 unterbrochene intermolare Falten erkennen.



Abb. 81: *Tamias striatus*

Auch im Gaumenfaltenmuster der vorliegenden 3 Vertreter der Unterfamilie der Gleithörnchen (Pteromyinae) zeichnen sich sehr viele Gaumenfalten ab.

Petaurista petaurista

Die antemolaren Falten sind kräftig entwickelt und an ihrer Hinterkante gezähnelt. Die intermolaren Falten nehmen aboralwärts immer mehr an Länge ab.

Glaucomys volans

Die von Schulze (1916) gegebene Abbildung stimmt mit der Beschreibung Tullbergs (1899) überein.

Hylopetes sagitta

Wie bei *Petaurista* sind die nach hinten gerichteten Kanten der vorderen gut ausgeprägten Falten ausgezackt. Ebenso nehmen die Falten nach hinten ab und verschwinden zuletzt fast ganz.

Aplodontidae

Aplodontia rufa

Der einzige Vertreter der Familie — die auch als Überfamilie Aplodontoidea neben der Überfamilie der Sciuroidea steht und dieser meist vorangestellt wird — ist das amerikanische Stummelschwanzhörnchen, *Aplodontia*

rufa, ein Relikt. Der Gaumen dieser Art wurde von Tullberg (1899) und Schulze (1916) abgebildet und außerdem von ersterem mit folgenden kurzen Worten beschrieben: „Der Gaumen zeigt 2 vordere und nur 2 deutliche hintere Falten" (p. 288). Beide Abbildungen lassen erkennen: 1. daß die intermolaren Falten sehr reduziert sind und nur die erste in Höhe von P^3 liegende gut entwickelt ist, während die zweite nur noch angedeutet in Erscheinung tritt, 2. daß sich vor den Molaren möglicherweise nur eine Falte befindet. Die von Tullberg offenbar als Falte angesehene, davorliegende Region ist aufgrund der Abbildung schwer zu deuten und gehört meines Erachtens eher zur Papillenregion. Sämtliche Falten sind in der Mitte eingeknickt bzw. völlig in 2 Schenkel getrennt. Das Gaumenfaltenmuster ist also weit reduziert und von dem der Sciuridae völlig verschieden (Abb. 82).

Geomyidae

Geomys

Von *Geomys tuza* gibt Tullberg eine Abbildung und kurze Beschreibung, die folgendes über den Gaumen besagt: „Im vordersten Teil des Gaumens faltet sich die äußere, behaarte Haut einwärts hinter die oberen vorderen Zähne, so daß nur ein schmaler Streifen unbehaart bleibt. Dahinter finden sich 3 vordere Falten, und die Zahl der hinteren Falten ist gleich-

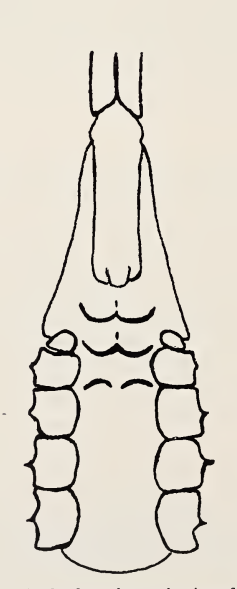


Abb. 82: *Aplodontia rufa* (nach Tullberg)

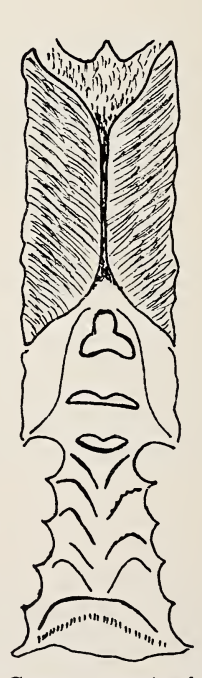


Abb. 83: *Geomys tuza* (nach Tullberg)

falls 3“ (p. 326). Aus der Zeichnung (Abb. 83) ist klar zu ersehen, daß Tullbergs „erste“ Falte zur Papillarregion gehört, von uns also nicht mitgezählt wird. Ferner sind nicht 3, sondern meines Erachtens mindestens 5 hintere (= intermolare) Falten zu erkennen. Ehe wir die Faltenformel 2 — 5 = 7 als gesichert annehmen, sollte weiteres Material untersucht werden. Immerhin finden wir bei *Geomys* ein Faltenmuster, das dem als ursprünglich angesehen Muridenmuster entspricht. Dies trifft auch für die nächste Familie zu.

Heteromyidae

Heteromys

Tullberg gibt ohne Beifügung einer Abbildung für *Heteromys* sp. an: „Der Gaumen hat 3 vordere und 5 hintere Falten“ (p. 320). Da er wiederum den Abschlußbogen der Papillenregion als erste Falte mitzählt, dürfen wir mit Sicherheit annehmen, daß sich die tatsächliche Anzahl der antemolaren Falten auf 2 beläuft. Die Formel lautet dann wieder 2 — 5 = 7.

Dipodomys agilis

Nach der von Tullberg gegebenen Zeichnung sind zwei durchgehende antemolare und 5 intermolare Falten zu erkennen, von denen die ersten 4 unterbrochen sind, zunehmend kürzer werden und sich von der Mitte entfernen; nur die 5. ist wieder durchgehend. Formel 2 — 5 = 7.

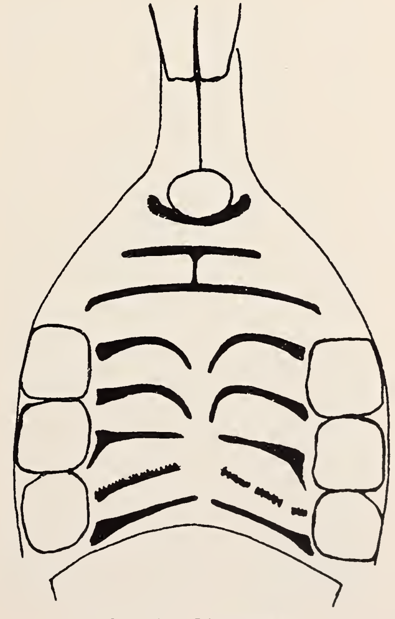


Abb. 84: *Liomys* sp.

Liomys

Ein mir vorliegendes Exemplar von *Liomys* sp. läßt 2 durchgehende und durch eine mediane Raphe miteinander verbundene antemolare und 5 in der Mitte unterbrochene intermorale Falten erkennen (Abb. 84). Formel 2 — 5 = 7.

FAMILIAE INCERTAE SEDIS

Castoridae

Castor fiber

Der Gaumen von *Castor fiber* liegt in der Rasse *albicus* in einer Abbildung von Schulze (1916) und in der Rasse *canadensis* in einer Beschreibung und Abbildung von Tullberg (1899) vor. Letzterer schreibt: „Der Gaumen zeigt 5 vordere, nicht sonderlich starke Falten, während die hinteren Falten ganz und gar fehlen" (p. 309). Bei Abrechnung des Hinterrandes der Papillarregion läßt die Abbildung deutlich 4 etwas oralwärts ansteigende und in der Mitte durch eine Längsraphe vereinigte antemolare Falten erkennen. Merkwürdigerweise sind bei Schulze hinter der Papilla palatina

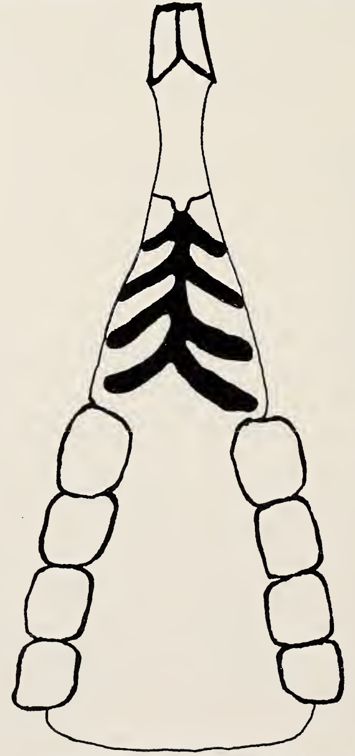


Abb. 85: *Castor fiber canadensis* (nach Tullberg)

tatsächlich 5 antemolare Querfalten gezeichnet, die ebenfalls durch eine mediane Raphe miteinander verbunden sind. Beide stimmen jedoch darin überein, daß der intermolare Gaumenbereich völlig faltenfrei ist. Damit zeigt *Castor* ein sehr isoliert stehendes Faltenmuster (Abb. 85).

Ctenodactylidae

Vom Gundi, *Ctenodactylus gundi,* schreibt Tullberg: „Der vordere Teil des Gaumens zeigt 3 Verdickungen; der hintere Teil zeigt keine deutliche Falten" (p. 156). Sechs von mir untersuchte Gaumen zeigen ein recht übereinstimmendes Muster (Abb. 86). Die etwas schwierig zu deutende Papillarregion endet, wie bei vielen anderen Arten, mit einem durch 2 seitliche Zipfel gebildeten faltenartigen Abschluß, der nicht als echte Falte gerechnet wird. Es folgen dann 3 antemolare Falten, von denen die ersten beiden nicht sehr in die Breite gehen, stark hervortreten und nach hinten gerichtet sind; die erste kann in der Mitte etwas eingekerbt sein. Die 3., kurz von der Molarenreihe gelegene ist weniger prominent und hat keine so scharfe Oberkante. Von den intermolaren Falten sind nur noch 4 ganz leichte seitliche Andeutungen zu erkennen. Der in Höhe des letzten Molaren befindliche Abschlußbogen dürfte durch den aufgewölbten Abschlußrand



Abb. 86: *Ctenodactylus gundi*

des knöchernen Gaumens verursacht und daher nicht als Falte zu rechnen sein. Wir sehen hier also wiederum eine sehr starke Reduzierung der hinteren Gaumenfalten.

Massoutiera sp.

Bei der dem Gundi verwandten Gattung *Massoutiera,* die mir in einem Exemplar vorliegt, finden wir das gleiche Gaumenfaltenbild. Auch hier sind die antemolaren Falten stark profiliert, die intermolaren dagegen fast ganz reduziert und nur noch andeutungsweise sichtbar.

Anomaluridae

Anomalurus

Eine ganz ähnliche Reduktion des Faltenmusters zeigen die Dornschwanzhörnchen. Tullberg stellte bei *Anomalurus peli* fest: „Der Gaumen ist sehr schmal, mit den gewöhnlichen 3 Falten im vorderen Teil. Der hintere Teil mit nur ein paar unbedeutenden Falten" (p. 163). Von *A. beecrofti* bringt Tullberg eine Abbildung, auf der man außer dem nicht mitzuzählenden Abschlußrand der Papillenregion nur 2 antemolare Falten erkennt. Demnach dürften auch bei *peli* nur 2 antemolare Falten anzunehmen sein. Von den intermolaren Falten sieht man nur von den beiden ersten eine schwache Andeutung. Ein von mir selbst untersuchtes Exemplar von *A. derbianus erythronotus* zeigt das in Abb. 87 dargestellte Muster: Hinter der etwa dreieckigen Papillenregion sind die beiden antemolaren Falten zwar nur kurz, aber deutlich ausgeprägt. Ferner sieht man ganz schwach angedeutet 5 intermolare Falten, die, ebenso wie auch bei den anderen *Anomalurus*-Arten, sicher keine Funktion mehr haben.

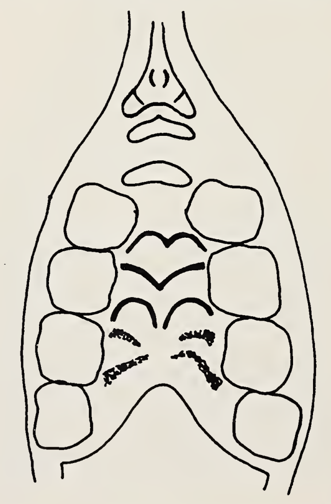


Abb. 87: *Anomalurus derbianus*

Pedetidae

Pedetes cafer

Das Ergebnis meiner Untersuchung am Gaumen des Springhasen entspricht der von Tullberg gegebenen Beschreibung und Zeichnung, nur daß ich wieder den von Tullberg mitgezählten faltenartigen Abschluß der Papillarregion nicht als echte Falte mitrechne (Abb. 88). Demnach unterscheide ich 4 antemolare Falten, von denen die 3 ersten profiliert hervor-



Abb. 88: *Pedetes cafer* (Abguß)

treten und die 3. und 4. Falte in der Mitte in einem Winkel nach hinten eingeknickt sind. Von den intermolaren Falten sind nur in der vorderen Backenzahnregion einige Spuren erkennbar. Wir finden also auch hier wieder eine starke Faltenrückbildung im hinteren Abschnitt des harten Gaumens.

MYOMORPHA

Die zur Unterordnung der Myomorpha gehörenden Familien zeigen zum großen Teil ein recht einheitliches Faltenmuster, jedoch gibt es einige bemerkenswerte Ausnahmen. Wir haben, wie schon bei den Sciuriden besprochen, zwischen antemolaren, im Diastemabereich liegenden, und intermolaren Falten zu unterscheiden und können eine entsprechende Formel

aufstellen, in der die jeweilige Anzahl von Falten zum Ausdruck gebracht wird. Am häufigsten finden sich wieder 2 antemolare und 5 intermolare Falten (Formel 2 — 5 = 7); bei einigen Gruppen ist es jedoch teils zu einer Verminderung, teils zu einer Vermehrung der Faltenzahl gekommen. In einigen Fällen ist es — ähnlich wie bei den Sciuriden — schwierig zu unterscheiden, ob die an der Grenze der beiden Faltenbereiche liegende Falte noch als antemolar oder schon als intermolar anzusehen ist. Es handelt sich in der Regel um die 3. Falte. In allen Fällen, wo diese zwar seitlich vor dem ersten Molar beginnt, aber in der Mitte weit in den intermolaren Raum hineinreicht und in ihrer Form einer intermolaren (meist durch eine Furche geteilten) Falte entspricht, wird es angebracht sein, sie auch als solche zu bezeichnen. In einzelnen Fällen wird eine spezielle Entscheidung getroffen werden müssen.

Bei der großen Übereinstimmung der Gaumenfaltenmuster kann bisweilen davon abgesehen werden, jede Art für sich zu behandeln.

Cricetidae

(Cricetinae)

Cricetus cricetus

Die 2 von mir untersuchten Exemplare von *C. cricetus* haben ein völlig übereinstimmendes Muster (Abb. 89). An die rundliche Papilla palatina schließen sich 2 seitlich nach hinten gerichtete, etwas voluminöse Anschwellungen an, die ich im Gegensatz zu Tullberg als nicht zur Falten-



Abb. 89: *Cricetus cricetus*

region gehörig ansehe. Es folgen dann 2 antemolare Falten, die seitlich sehr stark aufgetrieben sind, in der Mitte leicht ansteigen und dünn zusammenlaufen. Sie werden durch eine vertikale schmale Raphe verbunden, die sich nach hinten noch etwas fortsetzt. Es folgen 5 intermolare Falten, von denen die erste in der Mitte stark nach hinten umgebogen ist; die 2. und 3. biegen sich ebenfalls stark nach hinten um, sind aber in der Mitte getrennt. Die Schenkel der 4. und 5. intermolaren stehen mehr horizontal. Die problematische Beurteilung der 3. Falte wird auch in der von Tullberg (1899) gegebenen Beschreibung angeschnitten, wenn er sagt: „Der Gaumen hat 3 vordere und 5 hintere Falten; von den letzteren wäre indes die erste ebensowohl zu den vorderen zu zählen" (p. 222).

Hesperomyini

Die unter anderem von Simpson als Tribus Hesperomyini in der Unterfamilie Cricetinae zusammengefaßten neuweltlichen Arten haben das gleiche Gaumenfaltenmuster wie der altweltliche Hamster. Ich stütze mich auf eigene Untersuchungen der Gattungen *Nyctomys, Reithrodontomys* und *Sigmodon* und ferner auf die von Tullberg z. T. mit Abbildungen versehenen kurzen Beschreibungen der Arten *Oxymycterus rufus, Hesperomys leucopus* und *Neotoma floridana.* Die Gaumenfaltenformel lautet stets nach meiner Auslegung 2 — 5 = 7. Als Beispiel zeigen Abb. 90 und 91 die Gaumenfaltenmuster von *Nyctomys sp.* und *Reithrodontomys mexicanus,* bei denen sämtliche 5 intermolare Falten in der Mitte unterbrochen sind. Aus der Tullbergschen Abbildung der Gaumenfalten von *Hesperomys leucopus* geht hervor, daß die 3. Falte so weit vor dem ersten Molar liegt und auch in der Mitte nicht in die Backenzahnregion hineinreicht, daß man sie als antemolar bezeichnen muß. Dies würde dann der Formel 3 — 4 = 7 entsprechen und mit der Beschreibung Tullbergs übereinstimmen, wenn die-

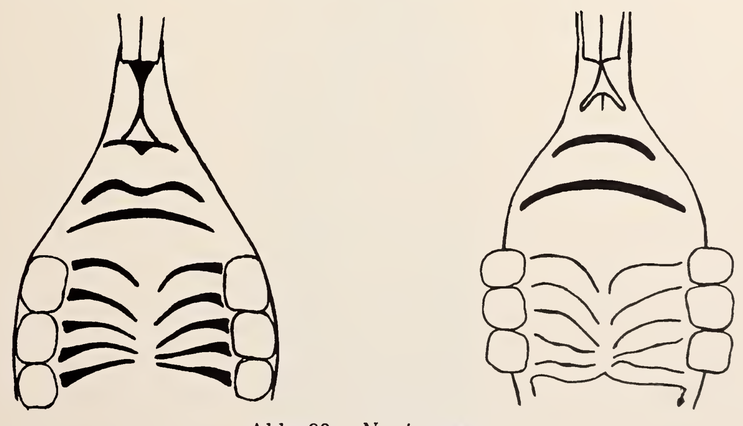


Abb. 90: *Nyctomys* sp.

Abb. 91: *Reithrodontomys mexicanus*

ser sagt: „Der Gaumen hat 4 vordere und 4 hintere Falten" (p. 244), wobei wieder darauf verwiesen sei, daß dieser Autor fast stets den faltenartigen Abschluß der Papillarregion als erste Falte rechnet.

(Nesomyinae)

Von der in Madagaskar heimischen Art *Gymnuromys roberti* gibt Tullberg (1899) eine Beschreibung und Abbildung. Es sind 3 antemolare durchgehende und 5 intermolare, nicht ganz symmetrisch angeordnete (individuelle Variationen?) und in der Mitte durch eine Furche unterbrochene Falten vorhanden. Die Formel lautet demnach 3 — 5 = 8.

(Lophiomyinae)

Lophiomys imhausi

Die in eine besondere Unterfamilie gestellte Mähnenratte liegt mir in einem Neonat vor, bei dem die kommenden Molarenreihen als Längsleisten deutlich ausgeprägt sind. Wir erkennen ein klares Muridenmuster mit 2 durchgehenden antemolaren und 4—5 unterbrochenen intermolaren Falten. (Da letztere nur sehr flach sind und nicht klar in Erscheinung treten, ist die genaue Zahl schwer feststellbar).

(Gerbillinae)

Tatera sp. und *Taterillus lacustris, congicus* und sp.

14 Exemplare von *Tatera* sp. und 20 von *Taterillus* (*lacustris* = 7 Exemplare, *congicus* = 2 Exemplare und sp. = 11 Exemplare) haben überein-



Abb. 92: *Tatera* sp.

stimmend 2 derbe durchgehende antemolare und 5 unterbrochene intermolare Falten: Formel 2 — 5 = 7. Nur bei 4 Stücken von *Taterillus sp.* findet sich die Tendenz zur Vermehrung der intermolaren Falten auf 6.

Desmodilliscus braueri

Ein untersuchtes Exemplar vom Senegal hat die Faltenformel 2 — 5 = 7.

Meriones erythrourus unguiculatus

Auch *Meriones* zeigt das typische Rodentier-Muster der Gaumenfalten mit 2 kräftigen durchgehenden antemolaren und 5 unterbrochenen intermolaren. Es sei erwähnt, daß es bei manchen Individuen zu einer unsymmetrischen Anordnung der intermolaren Falten kommen kann, wie z. B. Auseinanderbrechen einzelner Falten auf einer Seite.

Psammomys obesus

Der von Tullberg (1899) abgebildete Gaumen zeigt wiederum 2 durchgehende antemolare Falten, die erste spitz nach vorn gehend, die 2. in der Mitte leicht nach hinten eingesenkt; dagegen nur 4 unterbrochene intermolare Falten. Von diesen sind die Schenkel der ersten 3 zur Mitte hin nach hinten umgebogen, die 4. ist horizontal gerichtet.

Arvicolidae

Lemmus lemmus

Für *L. lemmus* gibt Tullberg 3 vordere und 4 hintere Falten an. Da er keine Abbildung beigefügt hat, kann man nur vermuten, daß er den faltenförmigen Abschluß der Papillarregion, wie bei ihm üblich, mitgezählt hat und nach unserer Beurteilung nur 2 vordere und 4 hintere vorhanden sind.

Clethrionomys glareolus

Es sind bei allen 5 untersuchten Exemplaren deutlich 2 derbe antemolare Falten vorhanden, von denen die relativ kurze vordere horizontal verläuft, die 2. in der Mitte nach hinten eingebogen ist. Etwas problematisch ist die Beurteilung der ebenfalls derben 3. Falte, die den M^1 vorn umfaßt, also vor der Zahreihe beginnt, jedoch in der Mitte geteilt ist und mit ihren Schenkeln weit in den molaren Bereich hineinreicht. Wir können sie daher als erste intermolare Falte ansehen und hätten dann im ganzen 6 intermolare Falten. Die 2., 3. und 4. sind nur schwach entwickelt und deutlich in der Mitte unterbrochen. Die Schenkel der 5. berühren sich in der Medianlinie, und die 6. ist wieder durchgehend. Die Kanten der beiden letztgenannten sind nach vorn gerichtet und gezähnelt. Die Faltenformel lautet 2 — 6 = 8.

Microtus agrestis

Sechs untersuchte Exemplare zeigen das gleiche Gaumenfaltenmuster und die gleiche Formel wie *Clethrionomys,* nur kommt es vor, daß auch die letzte Falte in der Mitte geteilt ist (Abb. 93).



Abb. 93: *Microtus agrestis*

Chionomys nivalis

Bei der Schneemaus reicht die etwas problematische 3. Falte mit ihren beiden Schenkeln in der Mitte kaum in die Molarenregion hinein, so daß wir sie eher als antemolar bezeichnen müssen, obwohl sie der ersten intermolaren der vorhergehenden Art entspricht. Die Formel würde hier 3 — 5 = 8 lauten. Im übrigen aber können wir an diesem Beispiel erkennen, daß es bei der sonstigen nahezu völligen Übereinstimmung des Gaumenfaltenmusters mit dem der vorhergehenden Art recht belanglos ist, wie wir die 3. Falte beurteilen, und daß die Formel nur einen praktischen Informationswert hat.

Arvicola terrestris

Die Gaumenfaltermuster von 7 untersuchten Exemplaren stimmen untereinander, aber weitgehend auch mit den übrigen Vertretern der Tribus Microtini überein. Jedoch ist bemerkenswert, daß die dicke erste intermolare Falte seitlich mit der 3. antemolaren zusammenläuft. Die intermolaren Falten 2, 3 und 4 sind nur wieder sehr schwach ausgebildet.

Ondatra zibethicus

Ein untersuchtes Exemplar hat die Gaumenfaltenformel 2 — 5 = 7, jedoch ist zwischen der 3. und 4. intermolaren Falte jederseits ein kurzes Zwischenfaltenstück eingelagert. Es handelt sich entweder um die Reststücke einer früheren Normalfalte oder um den Ansatz zur Bildung einer neuen. Die Art sollte in eine besondere Tribus gestellt werden (vgl. von Lehmann und Schaefer, 1975).

Spalacidae

Spalax leucodon

Die von Tullberg gegebene Abbildung läßt 3 gut ausgebildete durchgehende antemolare und 2 stark rückgebildete, nur noch an den Seiten sich abzeichnende intermolare Falten erkennen. Bei einem mir vorliegenden Exemplar sind zwar ebenfalls 3 derbe antemolare Falten vorhanden, von denen jedoch die erste in 2 seitliche Schenkel aufgelöst, die 2. in der Mitte geteilt und nur die 3. durchgehend und konkav nach hinten gebogen ist. Von den intermolaren sind nur 3 schwach erkennbare, seitlich angelegte Faltenreste zu erkennen (Abb. 94). Es handelt sich also um ein stark rückgebildetes Muster.

Rhizomyidae

Tachyoryctes daemon

Ein Exemplar von *T. daemon* hat 3 kräftige durchgehende antemolare und 3 schwach ausgebildete und in der Mitte unterbrochene intermolare Falten. Formel: 3 — 3 = 6 (vgl. Abb. 95).

Rhizomys sp.

Der von Tullberg abgebildete Gaumen einer Bambusratte zeigt ebenfalls 3 deutliche kräftige durchgehende Falten; dagegen sind die 3 nur seitlich

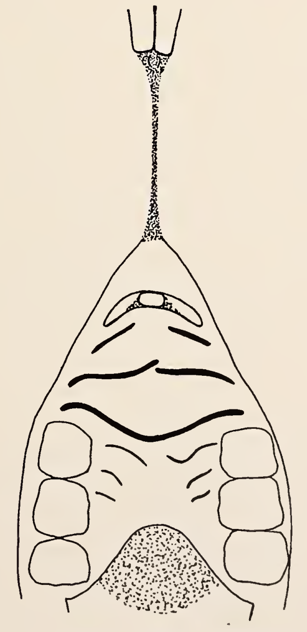


Abb. 94: *Spalax leucodon*

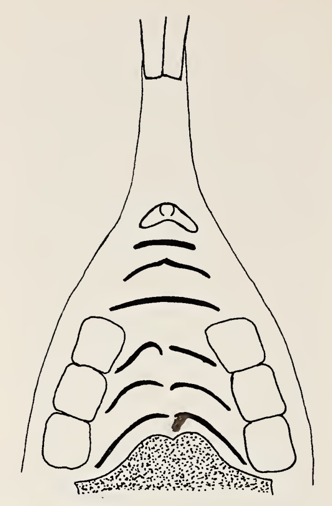


Abb. 95: *Tachyoryctes daemon*

im vorderen Molarenbereich angelegten intermolaren Falten stark rückgebildet.

Muridae

Bei der Formenfülle der Muriden war es möglich, eine größere Anzahl von Arten zu untersuchen. Dabei ergab sich, daß das Rodentiermuster bei den einzelnen Arten in so einheitlicher Weise ausgebildet ist, daß wir die einzelnen Arten in Tabellenform abhandeln können. Die weitaus am häufigsten auftretende Falten-Formel lautet 2 — 5 = 7. Geringe Unterschiede ergeben sich jedoch gelegentlich wieder bezüglich der Anzahl und Ausbildung der Gaumenfalten, was von systematischer Bedeutung sein kann. In der Tabelle 2 sind wieder die Gaumenfaltenformel und die Ausbildung der Falten — ob durchgehend oder unterbrochen — angeführt. Es wird dann genügen, im gegebenen Fall auf die Besonderheiten des Gaumenfaltenmusters bei einzelnen Arten hinzuweisen und einige Abbildungen zum besseren Verständnis beizufügen.

Micromys minutus

Die Zwergmaus hat nur 4 intermolare Falten und hebt sich dadurch von den meisten Familienangehörigen ab; die 2. antemolare ist in der Mitte unterbrochen, jedoch berühren sich die Schenkel. Die Falten sind sehr derb, außer der letzten, die einen nach vorn gerichteten ausgezackten Rand besitzt. Der Unterschied im Gaumenfaltenmuster zu den nachfolgenden Arten könnte die von von Lehmann und Schaefer (1975) begründete Ansicht stützen, daß *Micromys* vielleicht etwas stärker abgegrenzt werden sollte.

Tabelle 2: Gaumenfaltenmuster bei Muridae

Art	n	Gaumenfalten-formel	Nummer der durch-gehenden Falten	Nummer der unter-brochenen Falten
Micromys minutus	2	2 — 4 = 6	1	2 — 6
Apodemus sylvaticus	4	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Apodemus flavicollis	7	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Apodemus mystacinus	1	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Thamnomys rutilans	1	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Oenomys hypoxanthus	8	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Dasymys incomtus	1	2 — 6 = 8	1 und 2	3 — 8
Arvicanthis niloticus	5	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Lemniscomys striatus	5	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Lemniscomys barbarus	5	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Hybomys univittatus	20 3	2 — 5 = 7 2 — 6 = 8	1 und 2	3 — 7 3 — 8
Aethomys lindei	1	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Rattus rattus	6	2 — 5 = 7	1 — 5	6 und 7
Rattus norvegicus	2	2 — 5 = 7	1 — 5	6 und 7
Rattus argentiventer	1	2 — 5 = 7	1 — 5	6 und 7
Rattus rattoides	1	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Hylomyscus stella	16	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Hylomyscus alleni	18	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Hylomyscus aeta	2	2 — 6 = 8	1 und 2	3 — 8
Praomys morio/tullbergi	82	2 — 7 = 9	1 und 2	3 — 9
Praomys hartwigi	1	2 — 7 = 9	1 und 2	3 — 9
Praomys jacksoni	16	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Praomys lucolelae	1	2 — 7 = 9	1 und 2	3 — 9
Myomys daltoni	1	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Mastomys erythropus	12	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Stochomys longicaudatus	5	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Malacomys longipes	1	3 — 4 = 7	1 — 3	4 — 7
Mus musculus	32	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Leggada setulosa	19	2 — 5 = 7	1 und 2 (3)	3 (4) — 7
Leggada musculoides	8	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Leggada haussa	2	2 — 5 = 7	1 — 3	4 — 7
Colomys goslingi	3	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Lophuromys sikapusi	8	2 — 4 = 6	1 und 2	3 — 6
Lophuromys flavopunctatus	2	2 — 4 = 6	1 und 2	3 — 6
Lophuromys rahmi	1	2 — 4 = 6	1 und 2	3 — 6
Lophuromys woosnami	2	2 — 4 = 6	1 und 2	3 — 6
Lophuromys luteogaster	{ 2 { 1	2 — 4 = 6 2 — 3 = 5	1 und 2	3 — 6 3 — 5
Lophuromys medicaudatus	{ 1 { 2	2 — 4 = 6 2 — 3 = 5	1 und 2	3 — 6 3 — 5
Lophuromys nudicaudus	6	2 — 4 = 6	1 und 2	3 — 6
Acomys cahirinus	2	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Cricetomys gambianus	1	2 — 5 = 7	1 — 3	4 — 7
Dendromus mesomelas	4	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Dendromus mystacalis	4	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Deomys ferrugineus	5	2 — 4 = 6	1 und 2	3 — 6
Otomys irroratus	1	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Pseudomys hermannsburgensis	1	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7
Hydromys chrysogaster	1	2 — 4 = 6	1 und 2	3 — 6
Pogonomys forbesi	1	2 — 4 = 6	1 und 2	3 — 6
Chiropotomys sp.	1	2 — 5 = 7	1 und 2	3 — 7

Arvicanthis

Von den mir vorliegenden Stücken aus Nordkamerun haben 5 die Gaumenfaltenformel 2 — 5 = 7 und gehören der Art *niloticus* an. 3 Exemplare von einem besonderen Fundort weichen nicht nur durch Unterschiede in anderen morphologischen Merkmalen, sondern auch etwas im Gaumenmuster ab, indem 6 intermolare Falten vorhanden sind; bei einem jungen Tier besteht sogar die Anlage zu einer 7. Falte. Wie schon an anderer Stelle (Eisentraut 1975 b) ausgeführt, ist zur Klärung der Artzugehörigkeit weiteres Material erforderlich.

Hybomys univittatus

Bei 20 Exemplaren lautet die Gaumenfaltenformel 2 — 5 = 7 (Abb. 96), bei 3 Exemplaren sind jedoch 6 intermolare Falten vorhanden, wobei es den Anschein hat, daß sich in dem relativ großen Zwischenraum zwischen 3. und 4. Falte eine zusätzliche Gaumenfalte eingeschoben hat. Eine gewisse Variation ist also vorhanden.

Rattus

Rattus rattus und *Rattus norvegicus* waren bisher schon durch eine besondere Faltenbildung bekannt (vgl. Mohr 1954). Die beiden antemolaren, sehr derben Falten zeigen zwar den üblichen Verlauf, dagegen sind die 2 oder meistens 3 ersten intermolaren Falten in der Mittelpartie mit scharfen Ecken winklig nach hinten geknickt. Darüber hinaus zeigen auch die von mir untersuchten Exemplare der Rasse *R. rattus mindanensis* diese Eigentümlichkeit, und ebenso zwei weitere Vertreter der Gattung, *R. argen-*



Abb. 96: *Hybomys univittatus*

tiventer (Abb. 97) und *R. rattoides*. Weitere Untersuchungen müssen ergeben, ob dieses Merkmal für alle Gattungsangehörigen gilt.

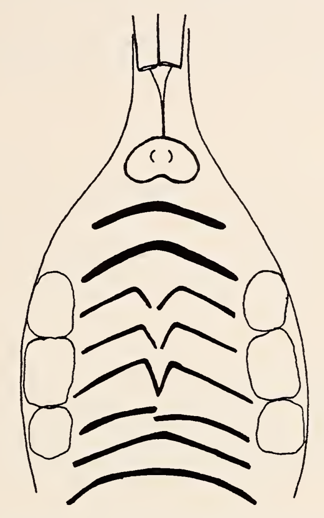


Abb. 97: *Rattus argentiventer*

Hylomyscus

Bei *H. stella* sind meist 5 intermolare Falten ausgeprägt; nur bei 3 von 16 untersuchten Stücken war es zur Ausbildung von einer 6. Falte gekommen. Bei *H. aelleni* wurde nur bei 2 von 18 Exemplaren zwischen 6. und 7. Falte die Anlage zu einer Zwischenfalte festgestellt. Dagegen betrug die Zahl der intermolaren Falten bei den 2 von mir untersuchten Stücken von *H. aeta* jedesmal 6.

Praomys

Es ist bemerkenswert, daß sich bei den zu *Praomys* gerechneten Arten bezüglich der Anzahl der intermolaren Falten 2 Gruppen unterscheiden lassen, die eine Gruppe (*morio/tullbergi* u. a.) hat 7, die andere *(jacksoni)* die auch sonst sehr häufig auftretende Zahl 5, ein Unterschied, der möglicherweise zu taxonomischen Konsequenzen führen könnte. Daß bei höherer Anzahl von Gaumenfalten gelegentlich gewisse Störungen (unregelmäßiger Verlauf, Auseinanderbrechen in Teilstücke) im Verlauf des Musters vorkommen können, zeigt die *morio/tullbergi*-Gruppe; es kann sogar in Ausnahmefällen eine Vermehrung der intermolaren Falten auf 8 möglich sein (Eisentraut, 1969).

Mastomys erythroleucus

Nur eines von 12 Exemplaren weicht von der Norm (2 — 5 = 7) etwas ab, indem sich zwischen vorletzter und letzter Falte je eine kurze seitliche Zwischenfalte befindet.

Malacomys longipes

Da nur ein Exemplar zur Untersuchung zur Verfügung stand, sollte weiteres Material zur Nachprüfung herangezogen werden, um festzustellen, ob die 3. Falte stets so deutlich vor den Molaren liegt und durchgehend ist, daß man sie zwangsläufig zu den antemolaren Falten zählen muß.

Mus musculus

Nur bei einem aus Senegal stammenden Exemplar der Art wurden 4 satt 5 intermolare Falten festgestellt. Bei allen übrigen, in großer Anzahl untersuchten Stücken aus verschiedenen Zuchtstämmen war das Faltenmuster völlig übereinstimmend, und die Formel lautet 2 — 5 = 7.

Leggada

Bei 8 von 19 untersuchten Exemplaren von *L. setulosa* ist die erste intermolare Falte zwar in der Mitte nach hinten umgebogen, jedoch stoßen die beiden Schenkel so eng zusammen, daß man von einer durchgehenden Falte sprechen könnte.

Die zwei zur Verfügung stehenden Exemplare von *L. haussa* haben die 3. Falte durchgehend; sie ist in der Mitte leicht nach hinten gebogen.

Colomys goslingi

Abb. 98 bringt die Ansicht der dem üblichen Muriden-Muster völlig entsprechenden Gaumenfalten.

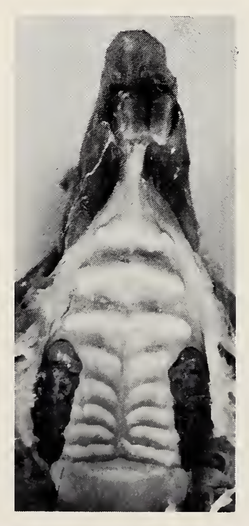


Abb. 98: *Colomys goslingi*

Lophuromys

Die Gattung zeichnet sich durch verminderte Zahl der intermolaren Falten aus (Abb. 99). In der Regel sind es 4, jedoch besteht bei 2 Arten die Tendenz zur weiteren Verminderung auf 3 (vgl. Dieterlen 1976).

Otomys irroratus

Die Art hat die gleiche Gaumenfaltenformel wie die meisten der behandelten Muriden. Es sind ebenfalls 2 derbe, breite antemolare Falten vorhanden; diese sind durch eine sich bis zur Papillenregion fortsetzende Raphe miteinander verbunden. Die intermolaren Falten dagegen sind stark differenziert (Abb. 100) und treten nicht sehr hervor. Von ihnen sind die ersten 3 mit der Kante nach hinten gerichtet und durch eine Furche unterbrochen, die 4. Falte ist in der Mitte schwach nach vorn umgebogen und ihre Schenkel treffen sich in einer vertikalen Raphe, die eine darunterliegende Knochenspange bedeckt. Die 5. intermolare Falte tritt sehr stark zurück. Es handelt sich bei *Otomys* also um ein etwas abgewandeltes Rodentiermuster.

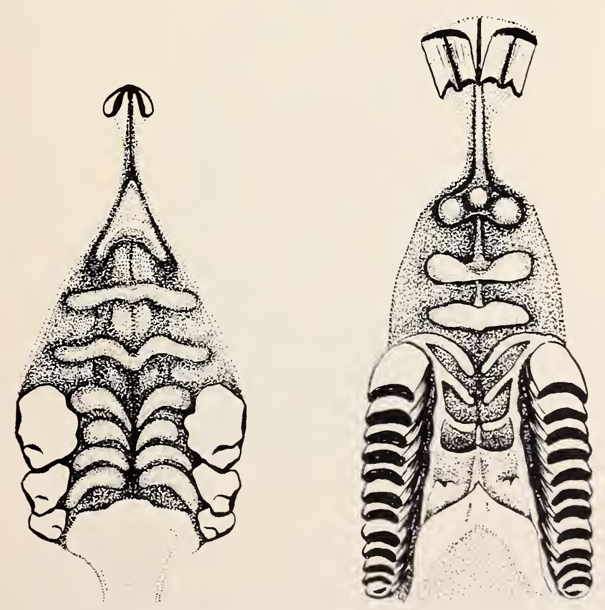


Abb. 99: *Lophuromys sikapusi* (aus Eisentraut)

Abb. 100: *Otomys irroratus* (aus Eisentraut)

Pogonomys forbesi

Das Gaumenfaltenmuster von *P. forbesi aus* Neuguinea ist ein typisches Muridenmuster mit 2 derben durchgehenden antemolaren und 4 unterbrochenen intermolaren Falten (Formel 2 — 4 = 6). Hinter der letzten Falte ist noch eine bogenförmige konvex nach vorn verlaufende flache durchgehende Auffaltung vorhanden, die sich so stark von den übrigen Falten unterscheidet, daß ich sie kaum als „echte Falte" ansehen möchte. Eine Zuordnung dieser wie auch der folgenden Art zu *Phloeomys* (vgl. diese) halte ich aufgrund des Gaumenfaltenmusters nicht für gerechtfertigt.

Chiropotomys sp.

Das aus Sumatra stammende Exemplar zeigt ebenfalls ein klares Muridenmuster mit der Faltenformel 2 — 5 = 7 (Abb. 101). Es ist lediglich her-



Abb. 101: *Chiropodomys* sp.

vorzuheben, daß die als erste, und zwar unterbrochene intermolare Falte seitlich etwa in Höhe der Vorderkante des ersten Molaren ansetzt, ihre Schenkel jedoch in der Mitte nach hinten bis in den Bereich der Molaren umbiegen.

Pseudomys hermannsburgensis

Die in Australien beheimatete Art zeigt das klare Muridenmuster (Abb. 102).

Hydromys chrysogaster

Das Gaumenfaltenmuster der in Australien heimischen Art *H. chrysogaster* wurde von Tullberg untersucht und abgebildet (Abb. 103). Er schreibt: „Im Gaumen finden sich 3 vordere und 4 in der Mitte unterbrochene hintere Falten" (p. 267). Dabei müssen wir wieder den mitgezählten faltenartigen Abschluß der Papillenregion abziehen, so daß dadurch die Formel 2 — 4 = 6 entsteht.

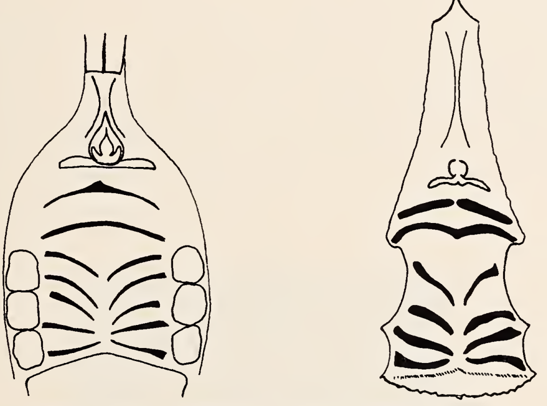


Abb. 102: *Pseudomys hermannsburgensis*

Abb. 103: *Hydromys chrysogaster* (nach Tullberg)

Ein mir selbst vorliegendes Exemplar von *Hydromys* sp. (ohne Fundort) zeigt ein ähnliches Faltenmuster wie das von Tullberg abgebildete von *H. chrysogaster:* Wir haben 2 derbe antemolare Falten, von denen die erste horizontal verläuft und durchgehend ist, die 2. in der Mitte schwach nach hinten einbiegt und in 2 etwas gegeneinander versetzte Schenkel aufgelöst ist. Die 4 intermolaren Falten sind sehr schwach ausgebildet und stehen asymmetrisch zueinander, so daß die Annahme naheliegt, daß ihnen keine besondere Funktion mehr zukommt.

Species incertae sedis

Das Gaumenfaltenmuster der beiden folgenden, von mir untersuchten Arten weicht von dem bisher gezeigten Muridenmuster sehr stark ab, so daß ich Bedenken habe, sie in die Familie der Muriden einzuordnen.

Phloeomys wurde bisher schon ohnehin auf Grund besonderer morphologischer Merkmale mit anderen Formen (die mir zur Untersuchung der Gaumenfalten nicht zugänglich waren) in eine besondere Unterfamilie (Phloeomyinae) gestellt, die hier zur Familie erhoben wird. Wir werden später noch einmal auf diese Formen zurückkommen.

Batomys salomonseni

Diese Gattung gehört zusammen mit *Carpomys* und anderen zu den offenbar in ihrer Verbreitung auf Montanwälder beschränkten Rodentiern der Philippinen. Es liegt mir leider nur *B. salomonseni* vor. Das Gaumenfaltenmuster dieser Art weicht auffallend von dem der meisten hier besprochenen Muriden ab. Zwar ist der Grundbauplan der gleiche; wir haben, wie gewöhnlich, 2 stark ausgeprägte durchgehende antemolare Falten. Dagegen ist das intermolare Gaumenfeld von zahlreichen dünnen, nur schwach entwickelten dicht stehenden Falten bedeckt, die mit Ausnahme der letzten in der Mitte unterbrochen sind (Abb. 104). Rechte und linke

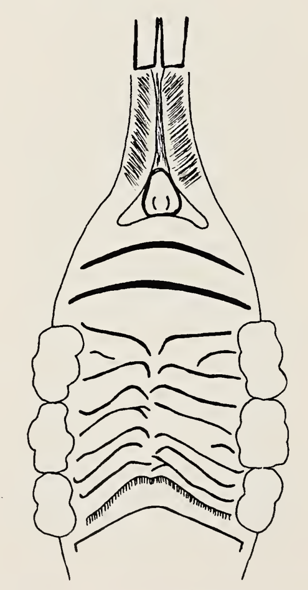


Abb. 104: *Batomys salomonseni*

Seite sind nicht ganz symmetrisch. Es sind 9 intermolare Falten zu erkennen, so daß die Faltenformel 2 — 9 = 11 lautet. Ob hieraus taxonomische Konsequenzen zu ziehen sind, muß dahingestellt bleiben.

Phloeomyidae

Phloeomys cumingi

Die Art wurde bisher zusammen mit einigen anderen zu den Muridae (Unterfamilie Phloeomyinae) gestellt. Das Gaumenfaltenmuster ist aber (ganz abgesehen von den unterschiedlichen Zahnmerkmalen) von dem bei Muriden gefundenen so verschieden, daß ich empfehlen möchte, mindestens *Phloeomys* in eine besondere Familie zu stellen. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, welche sonstigen Vertreter der bisherigen Unterfamilie mit aufgenommen werden müssen.

Hinter der mit seitlichen kugeligen Auftreibungen endenden Papillenregion liegen 2 große zusammenhängende antemolare Falten. Die Zahl der intermolaren Falten ist erstaunlich hoch und ihr Verlauf unregelmäßig und unsymmetrisch. Nur die ersten 2 Falten sind relativ breit und prominent ausgebildet. Die übrigen bilden nur dünne dicht aufeinanderfolgende Fältchen mit einem unsymmetrischen und unregelmäßigen Verlauf; insgesamt kann man etwa 20—22 aboralwärts immer undeutlicher und flacher werdende Falten erkennen; es handelt sich hier um ein bei Nagern völlig isoliert stehendes Muster (Abb. 105).



Abb. 105: *Phloeomys cumingi*

Gliridae

Bei den Schlafmäusen finden wir den gleichen Grundplan des Faltenmusters wie bei anderen Rodentiern, häufig jedoch eine Verminderung der Zahl der intermolaren Falten.

Glis glis

Zu den von Tullberg (1899) und Retzius gegebenen Beschreibungen und Abbildungen ist folgendes zu bemerken. Beide geben die Zahl der antemolaren Falten mit 3 an, wobei sie wieder den Hinterrand der Papillarregion als Falte mitzählen, was nicht angebracht erscheint. Retzius selbst ist ebenfalls dieser Überzeugung, wenn er am Ende seiner Ausführungen zu *Myoxus* (= *Glis*) *glis* schreibt: „Auch bei *Myoxus* kann man den hier als die vorderste Leiste beschriebenen Querwall als die hintere Kante der Papillenregion bezeichnen, in welchem Falle die Anzahl der Gaumenleisten als 7 statt 8 anzugeben wäre, was vielleicht richtiger ist" (p. 141).

Was die intermolaren Leisten oder Falten betrifft, so gibt Retzius 5 an, zählt aber, wie aus der Abbildung ersichtlich, die dem knöchernen Abschlußbogen des harten Gaumens entsprechende Auffaltung mit. Er schreibt dazu: „Diese Leiste stellt eigentlich den hinteren Begrenzungsrand des harten Gaumens dar" (141). Richtig erscheint mir daher — wie es auch Tullberg angibt — nur 4 intermolare, und zwar in der Mitte unterbrochene Falten anzunehmen, so daß wir die Formel 2 — 4 = 6 anwenden können (Abb. 106).

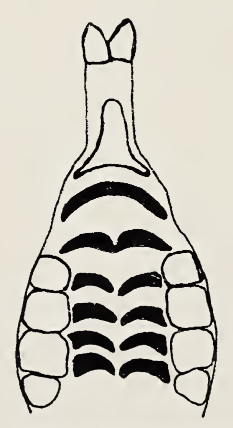


Abb. 106: *Glis glis*

Eliomys quercinus

Das von mir untersuchte Exemplar eines Gartenschläfers (Abb. 107) hat 2 antemolare und 3 intermolare Falten. Formel: 2 — 3 = 5.



Abb. 107: *Eliomys quercinus*

Dryomys nitedula

Auch bei Baumschläfer haben wir die gleiche Formel 2 — 3 = 5. Bei dem einen untersuchten Stück ist die erste antemolare Falte in der Mitte stark nach hinten eingebogen.

Muscardinus avellanarius

Ein von mir untersuchtes adultes Exemplar und 3 geburtsreife Foeten lassen übereinstimmend 5 intermolare Falten erkennen, wohingegen Tullberg (1899) nur 3 angibt. Um die mögliche Variationsbreite festzustellen, wäre weiteres Material erforderlich.

Graphiurus murinus

Es wurden 7 im Muster übereinstimmende Exemplare untersucht. Die Faltenformel lautet 2 — 3 = 5. Tullberg gibt für die gleiche Art ebenfalls 3 intermolare Falten an.

Für die größere Art *G. hueti* stellte Tullberg 4 hintere, also intermolare Falten fest.

Zapodidae

Zapus hudsonius

Für die zur Unterfamilie der Zapodinae gehörende Art *Zapus hudsonius* gibt Tullberg 3 vordere und 4 hintere Falten an. Jedoch ist aus der beige-

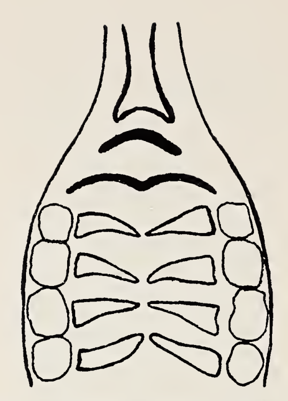


Abb. 108: *Zapus hudsonius* (nach Tullberg)

fügten Zeichnung (Abb. 108) klar zu erkennen, daß nach der von uns angewandten Methode nur 2 durchgehende antemolare Falten vorhanden sind, da der Abschlußbogen der Papillenregion nicht mitzurechnen ist. Die 4 intermolaren Falten sind in der Mitte unterbrochen.

Sicista

Bei 2 untersuchten Exemplaren der Birkenmaus, *S. betulina* (Sicistinae), lautet die Formel 2 — 4 = 6. Die antemolaren Falten sind durchgehend, die intermolaren in der Mitte unterbrochen.

Tullberg schreibt über die Gaumenfalten der von ihm unter dem Namen *„Sminthus subtilis"* angegebenen Art *Sicista subtilis* lediglich: „Der Gaumen hat die vorderen Falten gut entwickelt, nebst 4 teilweise unvollständigen hinteren Falten" (p. 184).

Dipodidae

Jaculus

Ein untersuchtes Exemplar von *J. orientalis* zeigt 2 scharf profilierte antemolare Falten und 4 geteilte intermolare, von denen die erste noch gut entwickelt ist, die hinteren dann aber etwas flacher und undeutlicher in Erscheinung treten.

Tullberg (1899) schreibt über die Gaumenfalten von *J. jaculus* (= *Dipus aegyptius):* „Der Gaumen bietet die 3 gewöhnlichen vorderen und eine hintere, allerdings gleichfalls ziemlich weit vorn gelegene Falte nebst einigen unregelmäßigen Hervorragungen hinter dieser " (p. 192). Ziehen wir wieder den von Tullberg als Falte mitgerechneten Abschluß der Papillenregion ab, so haben wir 2 antemolare Falten. Bei den intermolaren scheint die Tendenz zur Rückbildung zu bestehen.

HYSTRICOMORPHA

Bei den Hystricomorphen, zu denen sehr unterschiedliche Familien gestellt werden — wobei die Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen noch umstritten ist —, macht sich wieder die Tendenz zur Rückbildung der intermolaren Falten bemerkbar. Es ist jedoch der allgemeine Rodentier-Bauplan des Gaumenfaltenmusters meist noch deutlich erkennbar.

Hystricidae

Hystrix

Zwei mir vorliegende sehr junge Exemplare von *H. galeata* zeigen eine gut ausgebildete mediane Raphe, die sich von vorn bis an das Ende des harten Gaumens erstreckt. Es sind 3 deutlich ausgeprägte, aber nicht sehr profilierte antemolare Falten vorhanden, deren Schenkel sich an der mittleren verbreiterten Raphe treffen. Aboralwärts schließen sich 5 sehr schwach hervortretende intermolare Falten an, deren Schenkel jedoch die Längsraphe nicht erreichen und leicht nach hinten umgebogen sind (Abb. 109). Das 2. Exemplar, ein Rohschädel, läßt nur noch die 3 der oben beschriebenen antemolaren Falten erkennen, während die intermolaren kaum mehr in Erscheinung treten.

Von *Hystrix cristata* beschreibt Tullberg (1899) das Gaumenfaltenmuster mit folgenden Worten: „Die vordere, vor den Backenzähnen gelegene Abteilung des Gaumens hat 3 Falten, und die hintere zwischen den Backenzahnreihen gelegene Abteilung 5 Falten, die sich in der Mittellinie zurückbiegen, einen spitzen Winkel bildend" (p. 87). Nach der von Tullberg gegebenen Abbildung zu schließen, treten auch hier die hintersten Falten

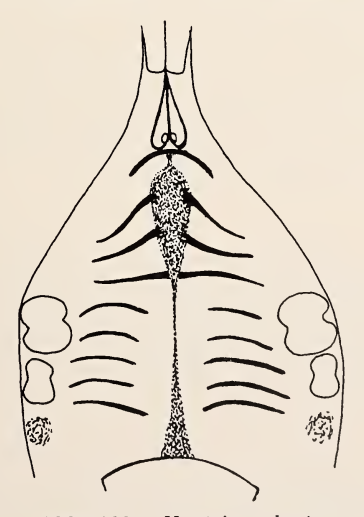


Abb. 109: *Hystrix galeata*

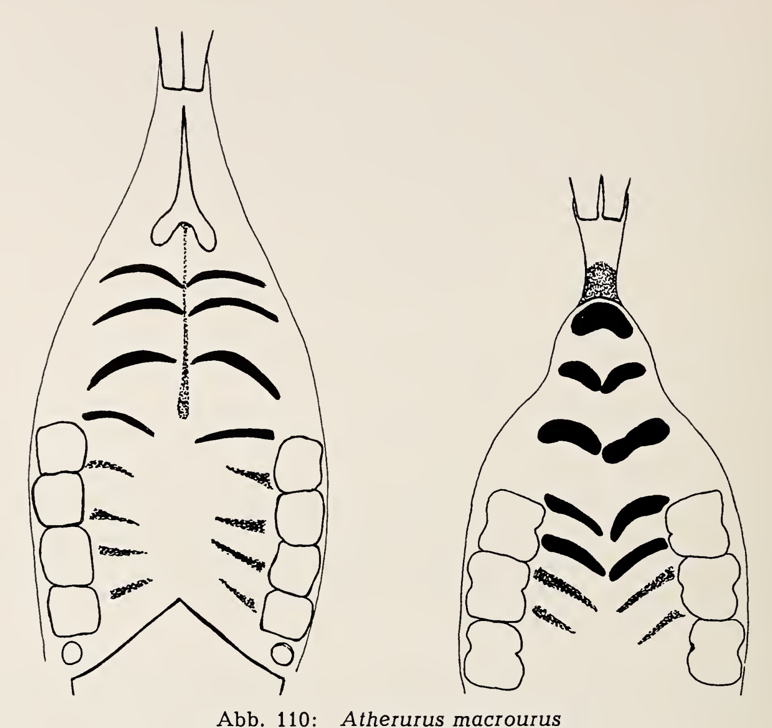


Abb. 110: *Atherurus macrourus*

Abb. 111: *Thryonomys swinderianus*

nur sehr schwach hervor. Mir selbst liegt von *cristata* nur ein sehr junges Tier vor, bei dem die Zähne noch nicht durchgebrochen sind und die Falten noch sehr dicht beieinander liegen, sich daher noch nicht in antemolare und intermolare aufteilen lassen. Im ganzen jedoch sind es ebenfalls 8 Falten, so daß wir annehmen können, daß sich die ersten 3 zu antemolaren entwickeln werden. Von den 5 hinteren Falten sind nur die Schenkelpaare der beiden letzten sehr schwach ausgeprägt.

Acanthion javanicum

Der Gaumenabguß eines noch zahnlosen Jungen läßt ebenfalls 3 antemolare Falten erkennen, die in einem breiten erhabenen Mittelfeld zusammenfließen. Ferner sind 5 schwach ausgebildete unterbrochene intermolare Falten vorhanden, die durch eine nach hinten breiter werdende Mittelfurche getrennt sind.

Atherurus macrourus

Auch bei dieser Art haben wir hinter der zweizipflig auslaufenden Papillenregion 3 deutlich hervortretende, in der Mitte mit den Schenkeln eine

Längsraphe berührende antemolare Falten. Es folgt eine ebenfalls deutlich hervortretende, aber in der Mitte durch ein breites Zwischenfeld geteilte Falte, die am oberen Rand des ersten Prämolaren ansetzt und daher als erste intermolare Falte angesehen werden kann. Aboralwärts folgen 4 weitere, jedoch nur sehr schwach angedeutete und nur an den Seiten angelegte intermolare Gaumenfalten (Abb. 110).

Wir sehen also, daß die 3 Gattungen der Hystricidae ein sehr gleichmäßig angelegtes Muster haben, das sich durch das Auftreten von 3 antemolaren und 5 intermolaren Falten auszeichnet, welch letztere jedoch nur sehr schwach ausgebildet sind und kaum von funktioneller Bedeutung sein dürften.

Thryonomyidae

Thryonomys swinderianus

Sofern man die vorderste faltenartige Aufwölbung als zur Papillenregion gehörig ansieht, sind nur 2 derbe antemolare Falten vorhanden, deren Schenkel in der Mitte eng zusammenstoßen, so daß man eher von durchgehenden Falten sprechen kann (Abb. 111). Die erste intermolare Falte setzt vorn am ersten Molaren an, sie ist kräftig ausgebildet und wie die folgenden in der Mitte geteilt und nach hinten umgebogen. Auch die 2. intermolare ist noch deutlich entwickelt, die 3. dagegen bereits stark rückgebildet und die 4. nur noch angedeutet. Eine 5. intermolare fehlt, so daß der hintere intermolare Raum faltenfrei ist. Formel: 2 — 4 = 6.

Bathyergidae

Die beiden vorliegenden Vertreter der Sandgräber haben ein stark rückgebildetes Gaumenfaltenmuster, das sich nur schwer mit den bisherigen vergleichen läßt, da die Aufwölbungen auf dem Gaumen kaum noch als Falten erkennbar sind. Es ist also zu einer außerordentlich starken Faltenreduzierung gekommen.

Heterocephalus glaber

Eine hinter den Incisiven beginnende Längsfalte, die mit 2 rundlichen Verdickungen endet, wird als zur Papillenregion gehörig angesehen. Dahinter sind jederseits 3 „Faltenstücke" zu erkennen, die jedoch nur noch als kurze, etwas längliche Tuberkel zu bezeichnen sind und in der Mitte durch einen weiten Zwischenraum getrennt werden.

Georhychus capensis

Die von Tullberg gegebene Zeichnung läßt genau wie bei der vorhergehenden Art noch gerade eine schwache Faltenbildung erkennen. Tullberg

schreibt: „Der Gaumen hat keine eigentlichen Falten, nur ein paar an der Basis zusammenfließende Verdickungen in der vorderen Abteilung [also antemolar] und ein paar weniger deutliche zwischen den ersten Backenzähnen" (p. 77).

CAVIOMORPHA

Die in ihrer Verbreitung ganz auf die neue Welt und vor allem auf Süd- und Mittelamerika beschränkten Meerschweinchenverwandten oder Caviomorphen zeigen uns recht bemerkenswerte und unterschiedliche Faltenmuster, die zum Teil etwas schwierig zu deuten sind und die vom gewöhnlichen Rodentier-Faltenmuster bis zur völligen Faltenlosigkeit reichen. Außer den eigenen Untersuchungen stehen vor allem wieder die Arbeiten Tullbergs zur Verfügung. Leider fehlen mir noch Vertreter einiger Familien.

Octodontidae

Octodon degus

Zu dieser Art schreibt Tullberg: „Der Gaumen hat 3 vordere und 5 bis 6 kleine hintere Falten" (p. 142). Die beigegebene Abbildung läßt erkennen, daß wir — unter Abzug des von Tullberg mitgezählten Abschlußbogens der Papillarregion — nur 2 antemolare Falten und außerdem nur 5 intermolare erkennen können. Dies würde mit einer Faltenformel 2 — 5 = 7 dem Faltenmuster vieler Muriden entsprechen.

Ctenomyidae

Ctenomys magellanicus

Nach Tullbergs Beschreibung hat der Gaumen „in der vorderen Abteilung nur eine unbedeutende Hervorragung und ermangelt im übrigen aller Falten" (p. 146). Die von ihm beigegebene Abbildung zeigt im vorderen Gaumenteil die erwähnte „Hervorragung" in Form einer rundlichen Papille, die der Papilla palatina entsprechen dürfte. Der Gaumen ist also faltenlos.

Echimyidae

Echimys cayennensis

Auf der von Tullberg gebrachten Abbildung sind 2 gut entwickelte antemolare Falten vorhanden und eine ebenfalls gut ausgeprägte Falte an der Grenze des antemolaren und des intermolaren Abschnitts. Dahinter ist noch eine in Höhe des ersten Molaren liegende weitere Falte angedeutet. Der übrige intermolare Bereich ist faltenfrei (Abb. 112).

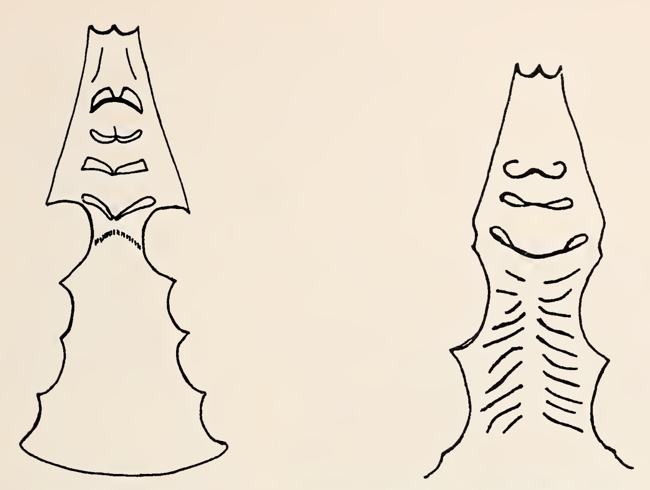


Abb. 112 (links): *Echinomys cayennensis* (nach Tullberg)

Abb. 113 (rechts): *Kannabateomys amblyonyx* (nach Tullberg)

Kannabateomys amblyonyx

Tullberg schreibt: „Der Gaumen zeichnet sich hier in seinem hinteren Teil durch ungewöhnlich zahlreiche, aber kleine und ziemlich undeutliche Falten aus" (p. 138). Ihre Zahl beträgt aufgrund der Zeichnung 10, die sämtlich in der Mitte unterbrochen sind (Abb. 113). Außerdem sind 2 durchgehende antemolare Falten vorhanden, so daß wir die Formel 2 — 10 = 12 aufstellen können. Die Entstehung dieses ungewöhnlichen Gaumenfaltenmusters innerhalb einer Familie der Caviomorphen ist schwer zu erklären.

Myocastoridae

Myocastor coypus

Nach Tullberg ist der Gaumen des Sumpfbibers faltenlos und zeigt lediglich auf dem vorderen Teil eine „unbedeutende Wulst". Auch Linton, der 2 Exemplare untersuchen konnte, schreibt, der Gaumen sei „practically devoid of rugae, it beeing only possible, by a careful examination, to find traces of rugae, which apparently correspond in number and position of those of the myomorph" (p. 235). Der von Tullberg genannte Wulst dürfte zur Papillenregion gehören, da auch Linton das Vorhandensein einer Papilla palatina (= incisiva) erwähnt. Meine eigenen Untersuchungen stützen sich auf 5 Embryonen (Kopf-Rumpf-Länge 11 cm). Es konnten bei ihnen sehr schwach angedeutet 6—8 Falten festgestellt werden, ferner eine deutliche, etwa dreieckige Papillenregion im vorderen Teil des Gaumens (Abb. 114). Möglicherweise schwinden während der weiteren prä- und postnatalen Entwicklung die Falten mehr und mehr.

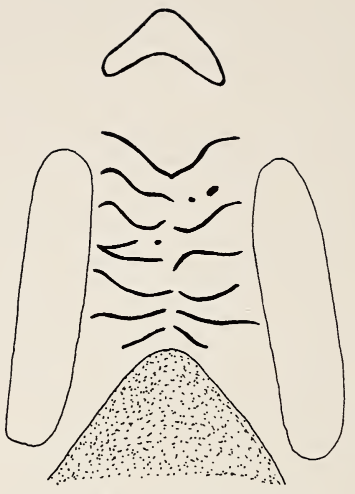


Abb. 114: *Myocastor coypus*

Chinchillidae

Lagostomus maximus

Eigene Untersuchungen an einem Gaumenabguß eines subadulten Viscacha stimmen mit den Angaben von Tullberg und Retzius überein, nämlich daß die zwischen den nach vorn etwas konvergierenden Backenzahnreihen liegende, sehr stark nach oben gewölbte Gaumenpartie faltenfrei ist.

Chinchilla laniger

Der Gaumenabguß eines erwachsenen Tieres läßt unmittelbar über dem ersten Molar ein winklig nach hinten verlaufendes und in den Molarenbereich hineinreichendes dünnes Fältchen und zwischen dem M^1 2 sehr schwach ausgebildete und nur an den Seiten angelegte Faltenschenkel erkennen. Im vordersten Teil des Gaumens ist eine deutliche Papilla palatina vorhanden (Abb. 115). Dies Gaumenbild stimmt mit der von Tullberg gegebenen Beschreibung überein.

Caviidae

Cavia

Nach Tullberg ist der Gaumen beim Hausmeerschweinchen faltenfrei; das gleiche besagt die Abbildung und Beschreibung von Retzius. Mir selbst liegt der Gaumen eines wilden Meerschweinchens (*Cavia* sp.) und zweier Hausmeerschweinchen *(Cavia apera porcellus)* vor. Bei beiden finden sich keine Falten. Wie das Foto (Abb. 116) erkennen läßt, konvergieren die Zahnreihen sehr stark nach vorn, so daß der Gaumenbereich sehr ab-

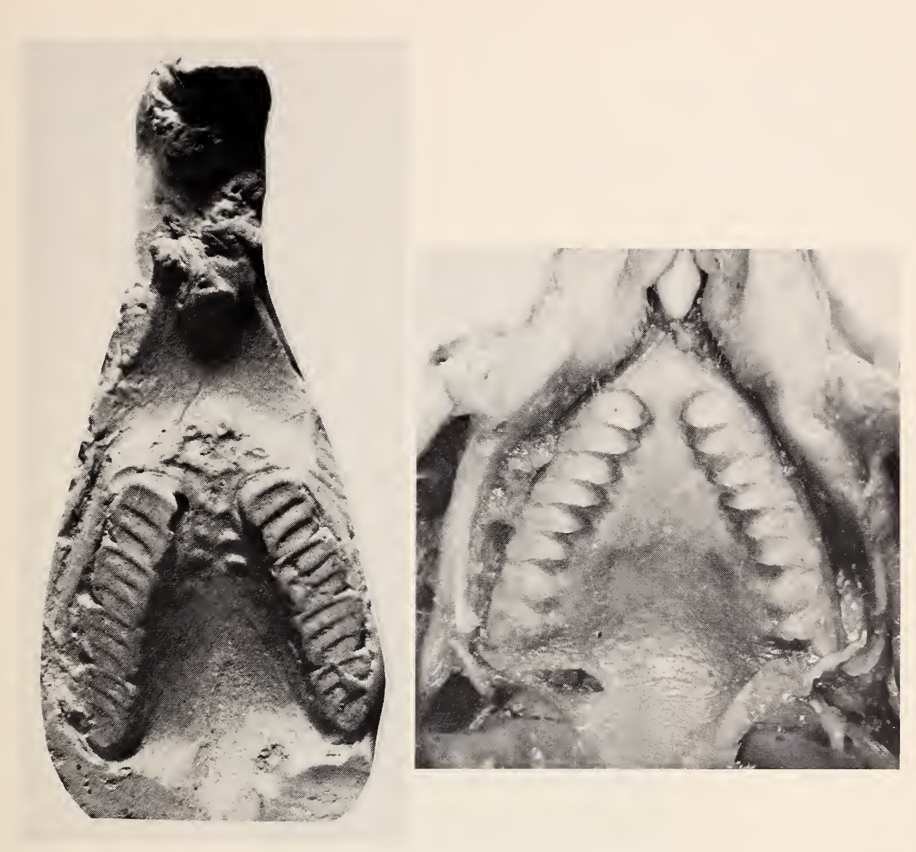


Abb. 115: *Chinchilla laniger* (Abguß)
Abb. 116: *Cavia* sp.

gegrenzt ist. Bei 4 einem ♀ entnommenen Embryonen mit einer Scheitel-Steißlänge von 38 mm ist ebenfalls keine Spur von Falten vorhanden.

Microcavia australis

Genau wie bei *Cavia* ist der Gaumen frei von Falten, wie ein mir vorliegendes Exemplar zeigt.

Dolichotis patagonum

Der Gaumen eines subadulten Maras zeigt genau wie beim Meerschweinchen einen völlig faltenfreien intermolaren Gaumenbereich. Kurz vor den Molaren sind 1 Paar schwache und davor ein Paar längere, etwas spitz zulaufende zapfenartige Erhebungen zu erkennen, die man vielleicht als stark umgewandelte Falten ansprechen könnte.

Hydrochoeridae

Hydrochoerus hydrochaeris

Für die Untersuchung standen 6 Exemplare (juv., subad. und ad.) zur Verfügung. Wie Abbildung 117 zeigt, ist der zwischen den Zahnreihen



Abb. 117: *Hydrochoerus hydrochaeris*

liegende Gaumenbereich tief ausgewölbt und faltenfrei. Vor den Backenzähnen im hinteren Diastemaraum befindet sich median eine papillenartige Erhebung und vor ihr im Abstand von etwa 1 cm zwei Verdickungen nebeneinander. Es sind Gebilde, die schwer zu deuten sind.

Dasyproctidae

Überraschenderweise zeigen die untersuchten Vertreter dieser Familie wieder relativ gut ausgeprägte Gaumenfalten, die dem Rodentiermuster entsprechen, wie wir es z. B. in sehr deutlicher Ausprägung bei den Muriden kennengelernt haben.

Cuniculus paca

Tullberg schreibt: „Der Gaumen ist mit den 3 gewöhnlichen vorderen und 4 hinteren Querfalten versehen" (p. 14). Meine eigenen Untersuchungen an einem Exemplar ergaben ein ähnliches Bild: Hinter einer aboralwärts scharf abgesetzten Papillenregion liegen 2 antemolare Falten, von denen die erste nur aus zwei kurzen knopfförmigen Schenkeln besteht und die zweite durchgehend, jedoch in der Mitte leicht nach hinten eingeknickt ist. Die 3., gut ausgebildete Falte setzt vor dem 1. Molar an, reicht aber mit ihren median nach hinten gebogenen Schenkeln in den Molarenbereich hinein. Die nachfolgenden 4—5 intermolaren Falten treten, aboralwärts zunehmend, weniger stark hervor.

Stictomys taczanowskii

Das Gaumenfaltenmuster eines von mir untersuchten Bergpakas ähnelt dem vorherigen sehr stark. Wir können 3 relativ gut ausgebildete antemolare und 5 nach hinten zunehmend flacher werdende intermolare Falten erkennen.



Abb. 118: *Dasyprocta aguti*

Dasyprocta aguti

Es konnten 5 Exemplare untersucht werden, und zwar 2 juv. und 3 ältere Embryonen. Letztere zeigen ein sehr klares Muster (Abb. 118): Hinter der mit 2 seitlich nach hinten gerichteten Ausläufern versehenen Papillenregion liegen 2 dicke antemolare Falten, die erste horizontal, die 2. in der Mitte nach hinten eingewinkelt. Es folgen 4 bis 5 vor allem aboralwärts etwas schwächer profilierte intermolare, von denen die erste bei den meisten Stücken durchgehend, bei einigen aber wie die übrigen geteilt ist. Die Zahl schwankt dadurch, daß die im hinteren Bereich des harten Gaumens liegenden Falten sehr gedrängt stehen und offenbar Zwischenfalten und Faltenstücke eingelagert sind. Dies hat dazu geführt, daß bei einem Jungtier unter Mitberücksichtigung von Teilstücken sogar 7 intermolare Falten gezählt wurden. Jedoch dürften 4 intermolare Falten die Regel sein, wie es bei einem jungen Exemplar der Fall ist. Dies geht auch aus der Beschreibung von Tullberg hervor, der sagt: „Der Gaumen hat in seinem vorderen Abschnitt die 3 gewöhnlichen Falten, und in der vorderen Hälfte des hinteren Abschnitts 4 in der Mitte abgebrochene Falten" (p. 98). Dabei ist wieder zu berücksichtigen, daß Tullberg den in diesem Fall sehr faltenähnlichen Abschlußrand der Papillarregion mitgezählt hat.

Erethizontidae

Erethizon dorsatus

Aus der von Tullberg gegebenen Gaumenzeichnung von einem offenbar sehr jungen, vielleicht sogar noch embryonalen Exemplar geht hervor, daß keinerlei Faltenbildung im intermolaren Teil vorhanden ist. Der vordere Gaumenteil wird von einigen unregelmäßigen, kaum als Falten anzusehenden Anschwellungen erfüllt, die durch Furchen voneinander getrennt bzw. eingekerbt sind. Es wäre sehr erwünscht, von dieser Familie weiteres Material zu untersuchen, um ein klareres Bild von den Gaumen der neuweltlichen Baumstachler zu erhalten.

CARNIVORA

(FISSIPEDIA)

Das Gaumenfaltenmuster der Landraubtiere ist dem Primärtyp zuzurechnen, jedoch kommt es bei den einzelnen Familien zu mancherlei Differenzierungen. Bei der Auswertung der Literaturangaben und eigener Untersuchungen kann es wieder, aus den bereits schon mehrfach erwähnten Gründen, zu unterschiedlicher Beurteilung der Faltenzahl kommen. Häufig besteht die Tendenz zur Rückbildung der hintersten Falten.

Mustelidae

Mustela

Für *Mustela erminea* gibt Linton 9 Falten an, wobei er allerdings sagt: „The first is very indistinct and the eighth is laso rudimentary, beeing only present close to the middle line" (p. 242). Retzius beschreibt die vorderste Gaumenpartie mit folgenden Worten: „Dicht hinter den Schneidezähnen findet man eine verhältnismäßig nicht eigentlich kleine Papillenregion mit einer ziemlich großen, herzförmigen Papille in der Mitte und zwei Seitenfeldern, welche hinten mit einem wulstigen Rande abgeschlossen sind. Hinter diesem sind 7 Gaumenleisten vorhanden, von denen die 5 vorderen bogenförmig, die Konvexität nach vorn, angeordnet sind. In der Mittellinie sind die 3 ersten durch eine von der Papillenregion nach hinten ziehende schmale Firste miteinander verbunden; die hinteren sind dagegen in der Mitte in je 2 Arme geteilt. Die beiden hintersten sind unregelmäßiger, teils in Stücke zerfallen oder rudimentär, teils unter sich verbunden" (p. 151). Bei den 2 von ihm gezeigten Fotos zähle ich einmal 6, das andere Mal 7 Falten, wobei der faltenartige Abschluß hinter der Papillenregion nicht mitgerechnet ist. Ein von mir untersuchter Gaumen hat bei gleicher Zählmethode 7 Falten, von denen die 4 vorderen im mehr oder weniger konvex nach vorn gewölbten Bogen verlaufen und durchgehen, während die hinteren 3 in der Mitte unterbrochen sind (Abb. 119). Eine gewisse individuelle Variation, besonders bei den hinteren Falten, scheint also vorzukommen. Eine solche individuelle Variation erwähnt Linton ausdrücklich für das Mauswiesel, *M. nivalis* (= *vulgaris*), und zwar wiederum im hinteren Gaumenfaltenbereich. Die Anzahl der Falten bei einem mir vorliegenden Mauswiesel beträgt 6, wobei die letzten 3 wieder in der Mitte unterbrochen sind; ihre Schenkel stehen nicht ganz symmetrisch.

Ein von mir untersuchter Nerz, *Mustela (Lutreola) lutreola* hat 7 Gaumenfalten, von denen nur die ersten 2 durchgehen, die 5 weiteren in der Mitte unterbrochen und mit ihren Schenkeln in der Mitte nach hinten um-



Abb. 119: *Mustela erminea*

gebogen sind. Die gleiche Faltenzahl hat ein Iltis, *M. (Putorius) putorius,* nur mit dem Unterschied, daß wie bei den Wieseln die letzten 3 Falten unterbrochen sind und die letzte etwas asymmetrisch verläuft.

Ganz allgemein ist also das Faltenmuster innerhalb der Gattung sehr ähnlich, es sind lediglich kleine individuelle Abweichungen vorhanden, unter die offenbar auch die oben genannten unterschiedlichen Gaumenfaltenzahlen fallen.

Martes

Der Baummarder, *M. martes,* der mir in 2 Exemplaren vorliegt, hat 6 gut ausgebildete Falten, und zwar ohne Mitberücksichtigung des Abschlußrandes der Papillenregion. Die erste Falte setzt in Höhe von P^1 an, ist durchgehend und in der Mitte leicht nach hinten eingedellt. Die 2., an der Vorderkante von P^2 gelegen, ist in der Mitte stark winklig nach hinten eingebogen, rechter und linker Schenkel sind aber noch durch einen Steg miteinander verbunden. Die weiteren 4 Falten, von denen die letzte am Vorderrand von M^1 ansetzt, sind in der Mitte unterbrochen. Einige kleine Erhebungen, die als Faltenreste gedeutet werden könnten, befinden sich hinter dem eigentlichen Faltenmuster.

Bei dem in 3 Exemplaren vorliegenden Steinmarder, *M. foina,* lassen sich 7 Falten feststellen, von denen die ersten 4 durchgehen oder doch rechter und linker Schenkel in der Mitte zusammenstoßen; nur die hinteren 3 Falten sind unterbrochen. Die letzte ist jedoch nur seitlich als kurzer Wulst angelegt (Abb. 120).

Ein von mir untersuchtes Exemplar von *M. pennanti* hat ebenfalls 7 Falten, und zwar 3 durchgehende und 4 in der Mitte geteilte. Außerdem



Abb. 120: *Martes martes*

ist von der 4. Falte an eine noch über das Gaumenfaltenmuster hinausreichende Längsfirste oder Raphe zu bemerken.

Eira barbata

Eine sehr junge Tayra mit noch vorhandenem Milchgebiß läßt 4 gut ausgeprägte durchgehende und gleichmäßig leicht konvex nach vorn gebogene Falten erkennen; dahinter liegt eine ebenfalls durchgehende, in der Mitte aber spitz ansteigende und nur ganz schwach hervortretende 5. Falte. Es muß zunächst dahingestellt bleiben, ob für die Tayra die geringe Faltenzahl typisch ist.

Gulo gulo

Retzius, der wohl als einziger den Gaumen vom Vielfraß untersucht und abgebildet hat, gibt folgende Beschreibung: „Vorn dicht hinter den Vorderzähnen, sieht man eine wenig erhabene, unregelmäßig rundliche Papille mit 2 etwas höckerigen Seitenfeldern, welche hinten mit scharfer, querer Kante endigen. Hinter derselben findet sich die vorderste eigentliche Leiste, welche in schwachem Bogen mit der Konvexität nach vorn quer über die Gaumenplatte verläuft. Dann folgen nach hinten etwa 6 ebenfalls bogenförmige, starke und ziemlich dicht und einander parallel gestellte Leisten, welche hinten immer kürzer werden, indem sie mit abgerundeten lateralen Enden immer weiter von der Zahnreihe entfernt endigen und also, wie beim Fuchs, eine seitliche Partie der Gaumenplatte von Leistenwällen frei lassen. Hinten werden sie zuletzt nur rudimentär, so daß sie nur durch Bruchstücke ersetzt sind, weshalb es schwer ist, ihre Zahl genau anzugeben. Sie endigen aber dicht hinter den hinteren Rändern der hintersten Molarzähne" (p. 152).

Meles meles

Die hinter den Incisiven liegende Papillarregion zeigt in der Mitte die große birnenförmige Papilla palatina und seitlich davon einige Verdickungen; sie schließen beiderseits mit einem bogenförmig verlaufenden, an die Papille anstoßenden Hinterkante an. Unmittelbar dahinter und seitlich bis zum Vorderrand der Canini führend, verläuft schwach konvex nach vorn die erste Falte. Es folgen aboralwärts 6 weitere Falten, die durch eine nach hinten zunehmend breiter werdende Furche unterbrochen sind. Bei dem mir vorliegenden Exemplar ist rechts seitlich noch das Rudiment einer weiteren Falte zu erkennen. Retzius gibt ebenfalls 7 Falten an, von denen die letzten beiden schwächer ausgebildet seien.

Procyonidae

Nasua nasua

Die von Retzius (für *Nasua rufa)* gegebene Beschreibung und Abbildung stimmen mit den bei 3 von mir untersuchten Exemplaren von *Nasua nasua* gefundenen Gaumenfaltenmustern (Abb. 121) nahezu völlig überein,



Abb. 121: *Nasua nasua*

mit der Ausnahme, daß im Gegensatz zu den Angaben von Retzius die erste seitlich von dem C ausgehende Falte in der Mitte nicht unterbrochen ist, sondern etwas spitz nach vorn zuläuft. Von den übrigen nach hinten zu mehr und mehr flacher verlaufenden Falten sind die 4 oder 5 letzten in der Mitte unterbrochen. Insgesamt sind 9 Falten vorhanden.

Ailuridae

Ailurus fulgens

Der mir in einem Exemplar vorliegende Katzenbär läßt hinter den Schneidezähnen eine kleine rundliche Papilla palatina erkennen. Es folgen 8 durchgehende oder doch mit den Schenkeln in der Mittel zusammenstoßende Falten, wobei jedoch die 5. und 6. seitlich miteinander verwachsen sind. Hinter dem Faltenfeld sind in Höhe des letzten Molars noch je eine seitliche Verdickung zu erkennen, vielleicht der Rest einer rückgebildeten 9. Falte (Abb. 122).

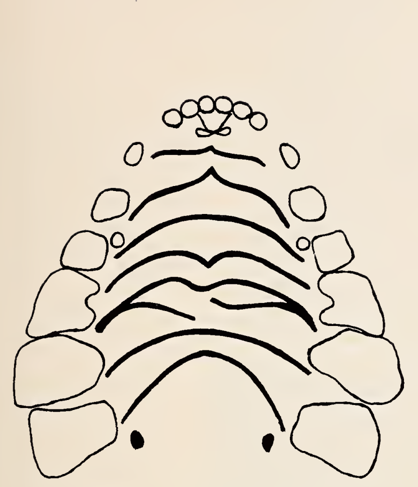


Abb. 122: *Ailurus fulgens*

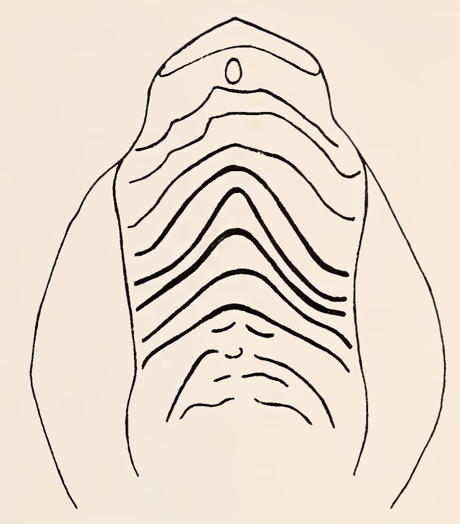


Abb. 123: *Ursus arctos*

Ursidae

Bei den nur als Foetus oder Neonat zur Verfügung stehenden Exemplaren sind die Faltenmuster und die Faltenzahl weitgehend übereinstimmend. Es fallen das sehr dicht hintereinander gestaffelte Faltenmuster und der stark konvex nach vorn geschwungene Verlauf der mittleren Falten auf. Es wäre immerhin möglich, daß sich im Laufe des Größenwachstums die Zwischenräume zwischen den Falten etwas erweitern. Fernerhin macht sich der Trend zur Reduktion der letzten Falten bemerkbar, so daß dann der regelmäßige Faltenverlauf verschwindet und nur noch undeutliche Anlagen und Teilstücke zu erkennen sind.

Ursus arctos

Bei dem von Retzius untersuchten Foetus verlaufen die beiden ersten Falten unregelmäßig, die folgenden 5 steigen ziemlich steil nach vorn an und sind in der Mitte, nach hinten zunehmend, unterbrochen. Es kommt dann noch eine Reihe schwach ausgebildeter unregelmäßiger, z. T. in Stücke aufgelöster Falten hinzu. Insgesamt kann man bei dem von Retzius beschriebenen Exemplar von etwa 10 Falten sprechen. Ein mir vorliegender neugeborener Grizzly *(U. arctos horribilis)* zeigt ein ähnliches Muster (Abb. 123). Nur die mittleren 5 bis 6 Falten zeigen einen symmetrischen Verlauf, die vorderen und die im hinteren Gaumenraum liegenden dagegen sind unregelmäßig, die letzteren z. T. nur als Rudiment erkennbar. Entgegen den Angaben von Retzius allerdings sind bei meinem Tier die

mittleren Falten nicht unterbrochen. Ihre Kanten sind scharf ausgebildet und nach hinten gerichtet.

Melursus ursinus

Den Gaumen eines neugeborenen Lippenbären zeigt Abb. 124. Wir sehen hier die gleiche dichte Folge von in der Mitte ziemlich steil ansteigenden durchgehenden Falten. Der Verlauf der ersten beiden Falten hinter der sehr deutlich ausgeprägten Papillarregion ist etwas irregulär. Es folgen dann 8 aboralwärts mehr und mehr schwächer werdende und seitlich zurückweichende Falten. Wir hätten also insgesamt ebenfalls etwa 10 Falten.

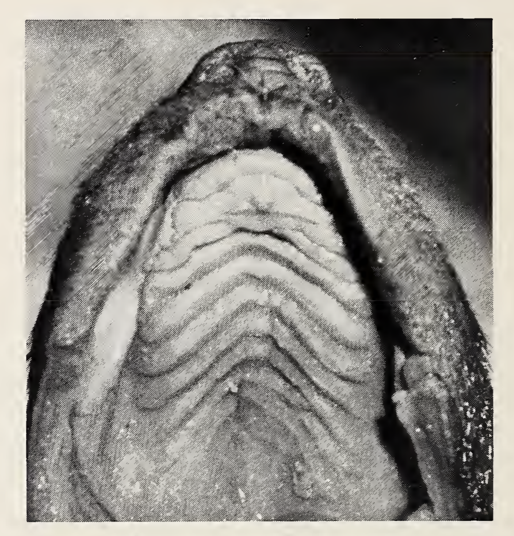


Abb. 124: *Melursus ursinus*

Tremarctos ornatus

Wie Abb. 125 zeigt, finden wir bezüglich des Faltenmusters eine Übereinstimmung zwischen dem neuweltlichen Brillenbären und den anderen hier besprochenen zwei Bärenarten. Die Faltenzahl beträgt wiederum etwa 10, wobei die oralwärts gelegenen stärker profiliert sind als die hinteren.

Canidae

Das Faltenmuster ist mit 8—9 Falten innerhalb der Familie recht einheitlich. Die sehr profiliert ausgebildeten und meist konvex nach vorn gebogenen Falten enden schon vor dem letzten Molar. Die hinteren Falten sind bisweilen unterbrochen oder verlaufen unsymmetrisch.

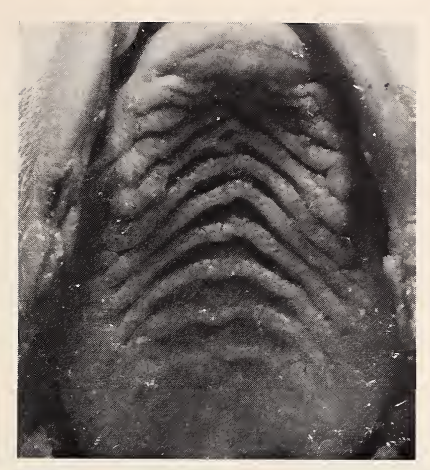


Abb. 125: *Tremarctos ornatus*

Canis

Für die Untersuchung des Gaumenfaltenmusters von *C. lupus* standen ein älterer Embryo und ein halbwüchsiges Exemplar zur Verfügung. Auf dem harten Gaumen sind deutlich 9 Falten sichtbar, wobei die die Papillenregion nach hinten abschließende faltenartige schmale Kante nicht mitgezählt wurde. Alle Falten sind durchgehend, jedoch in der Mitte — von vorn nach hinten etwas zunehmend — aboralwärts eingeknickt. Nur die 8. Falte macht eine Ausnahme, indem sie nur kurz ist und ihre Schenkel rechts und links nicht bis an die Zahnreihe heranreichen, während die anderen Falten sich seitlich längs der Zähne weit nach hinten erstrecken (Abb. 126). Bei dem halbwüchsigen Exemplar ist auf der rechten Seite zwischen 5. und 6. Falte nahe der Mittellinie ein kurzes Faltenstück eingelagert, wodurch der rechte Schenkel der dahinterliegenden Falte ein wenig nach hinten gedrückt wird. Im übrigen gleichen sich beide Exemplare. Es sind weitgehende Übereinstimmungen mit den nachfolgend beschriebenen Gaumenfaltenmustern von Haushunden festzustellen.

Für die Untersuchungen von *Canis lupus* f. *familiaris* standen 4 adulte Bastarde Wolf × Pudel, 1 adulter Urwalddingo von Neuguinea *(C. l. f. hallstromi)* und Welpen von 10 Haushundrassen (meist nur in einem Exemplar) zur Verfügung, die sämtlich noch völlig zahnlos sind, also bald nach der Geburt eingegangen sein dürften. Die Wolf × Pudel-Bastarde zeigen das Muster des Wolfes, wobei ebenfalls die 8. Falte nur relativ kurz, jedoch die 1. Falte auffallend dick ist. Beim Pudel-Welpen sind nur 8 Falten zu erkennen, jedoch zwischen vorletzter und letzter Falte befinden sich einige papillenartige Verdickungen, vielleicht Überreste einer früheren Falte. Von den übrigen Hunderassen sind nur beim Airdale und bei einem Neuguinea-Dingo 9 Falten zu zählen, wobei bei ersterem die 8. genau wie



Abb. 126: *Canis lupus*

bei dem Wolf sehr kurz und im vorliegenden Fall in der Mitte unterbrochen ist; beim Dingo sind die drei hintersten unsymmetrisch und daher schwer vergleichbar. Ferner ist bei einem Deutschen Kurzhaar nur die Andeutung einer sehr kurzen 8. Falte zu erkennen, die allerdings sehr dicht an der letzten (9.) Falte liegt. Auch hier könnte man insgesamt also noch von 9 Falten sprechen. Bei einem Welpen der Blauen Dogge ist nur auf der linken Seite zwischen vorletzter und letzter Falte die Andeutung einer Zwischenfalte zu erkennen, die infolge ihrer Unvollständigkeit und geringen Ausbildung kaum noch mitgezählt werden kann. Eine ähnliche Faltenandeutung zeigt ein Zwergdackel. Je ein Welpe von Spaniel, Whippet (Windspiel) und Nackthund zeigen im ganzen nur 8 Falten. Bei einem Chow-Chow und einem Setter-Welpen ist es zur Ausbildung eines Wolfsrachen gekommen, wobei die Falten in der Mitte durch einen breiten Spalt getrennt sind. Der Setter läßt immerhin 9 Falten erkennen, während beim Chow-Chow die Faltenzahl infolge der Mißbildung nicht mit Sicherheit (8 oder 9) festzustellen ist. Bei einem zweiten Setter mit einer nur schmalen Mittelspalte sind 8 Falten angedeutet.

Die vorliegenden Ergebnisse deuten darauf hin, daß bei den Haushunden die Entwicklung zum Wegfall der ohnehin unvollständig angelegten vor-

letzten Falte gegeben ist und damit die Tendenz zur Verminderung der Faltenzahl von 9 auf 8 Falten eintritt.

Das etwas undeutliche Gaumenfaltenmuster eines neugeborenen Schabracken-Schakals, *Canis mesomelas,* läßt 9 Falten erkennen, wobei allerdings die beiden letzten nur durch sehr kurze seitliche Faltenreste erhalten sind.

Bei *Canis aureus* sind 9 deutlich ausgeprägte und mit scharfer Kante versehene Falten vorhanden (Abb. 127), von denen die erste in Höhe der Canini, die letzte in der Höhe der M^1 ansetzt. Die Falten sind durchgehend und von vorn nach hinten zunehmend konvex nach vorn gebogen.

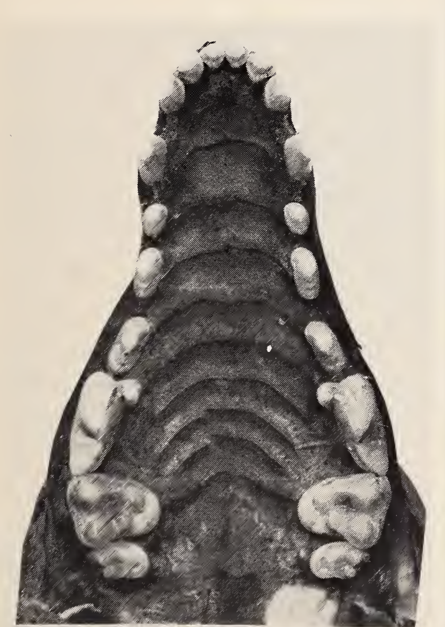


Abb. 127: *Canis aureus*



Abb. 128: *Vulpes pallidus*

Vulpes vulpes

Für den Rotfuchs liegt die Beschreibung und Abbildung von Retzius vor. Letztere läßt nach meiner Zählung 10 Falten erkennen. Mir selbst standen ein Foetus und 5 Jungfüchse zur Verfügung. Die Gaumenfaltenzahl beträgt fünfmal 9 und — infolge Einlagerung einer Zwischenfalte — zweimal 10. Die nach vorn gerichtete konvexe Krümmung der Falten nimmt aboralwärts ab, so daß die letzten Falten mehr oder weniger horizontal verlaufen. Die vorderen Falten, mindestens 5, haben einen größeren Abstand vonein-

ander und sind nach meinen Feststellungen durchgehend, teilweise mit einer medianen Einknickung, die hinteren dagegen meist unterbrochen.

Das Gaumenfaltenmuster des Bleichfuchses, *Vulpes pallidus,* gleicht dem des Rotfuchses weitgehend. Die Abbildung 128 läßt 9 Falten erkennen, von denen nur die beiden letzten in der Mitte durch einen schmalen Spalt unterbrochen sind.

Fennecus zerda

Zwei im Gaumenfaltenmuster völlig übereinstimmende Fenneks zeigen ein typisches Fuchs-Faltenmuster. Die erste der 9 Falten ist stark konvex nach vorn gebogen und rührt direkt an die Papillenregion. Die 3 nächsten Falten verlaufen weniger konvex, die 5. ist in der Mitte nach hinten eingeknickt und die letzten 4 sind in der Mitte durch eine Furche unterbrochen. Mit Ausnahme der letzten treten alle Falten sehr prominent hervor.

Cuon alpinus

Es liegen 2 neugeborene und 2 adulte Exemplare vor. Je einer von ihnen zeigt einen stark gestörten hinteren Faltenverlauf infolge von Verzweigung und Auseinanderfallen einzelner Falten. Bei den beiden anderen Stücken sind die letzten Falten schwer zu definieren. Die Gesamtzahl dürfte 8—9 betragen.

Nyctereutes procyonoides

Bei einem neugeborenen Marderhund sind 8 Gaumenfalten deutlich festzustellen, sämtlich leicht nach vorn ansteigend. Die ersten 6 sind durchgehend, die Schenkel der 2 letzten sind nur seitlich angelegt und lassen einen breiten mittleren Zwischenraum frei.

Chrysocyon brachyurus

Bei dem einen zur Verfügung stehenden Mähnenwolf sind auf dem langen schmalen Gaumen 9 prominente und mit scharfer Kante etwas nach hinten gerichtete Falten zu erkennen (Abb. 129), von denen die erste in der Mitte spitz, die mittleren konvex nach vorn verlaufen und die hinteren in der Mitte aboralwärts umbiegen. Die 8. Falte ist unterbrochen, und die rechten und linken Schenkel sind nur kurz und reichen seitlich nicht bis zur Zahnreihe. Es zeigt sich also eine erstaunliche Ähnlichkeit mit dem Muster von *Canis*. Bemerkenswert ist der Besatz mit teilweise dicken papillenartigen Höckern auf der Vorderfläche der Falten.



Abb. 129: *Chrysocyon brachyurus*

Viverridae

Genetta felina

Ein (seit 20 Jahren in Gefangenschaft gehaltenes) Weibchen von *G. felina* hat 3 leicht konvex nach vorn gebogene und durchgehende, dahinter 5 in der Mitte durch eine Furche unterbrochene Falten. Von ihnen ist die letzte nur noch sehr flach und verschwommen angelegt.

Auch bei *Genetta villiersi* sind die drei ersten scharf ausgeprägten Falten durchgehend. Die nachfolgenden 5 Falten flachen sich aboralwärts mehr und mehr ab und werden in der Mitte durch eine zunehmend breiter werdende Furche geteilt (Abb. 130). Auffallend sind die teilweise sehr großen körnchenartigen Papillenreihen in den Zwischenfeldern, die zwischen der 7. und 8. Falte das Aussehen einer eingelagerten Zusatzfalte haben.

Paradoxurus hermaphroditus

Hinter der Papillenregion, die durch eine große mediane Papilla palatina, 2 seitliche Anschwellungen und eine Abschlußleiste gekennzeichnet ist, verlaufen 3 derbe, breite, durchgehende Falten, die 1. und 3. schwach konvex nach vorn gebogen, die 2. mehr stumpfwinklig zulaufend. Es folgen

3 etwas schwächere in der Mitte unterbrochene und nach hinten umgebogene Falten. Den Abschluß bilden 2 nur seitlich angelegte kurze Faltenschenkel (Abb. 131). Die Zwischenfelder zwischen den Falten sind wiederum mit zahlreichen kleinen papillenartigen Erhebungen bedeckt. Diese Erscheinung finden wir auch bei anderen Schleichkatzen.



Abb. 130: *Genetta villiersi*

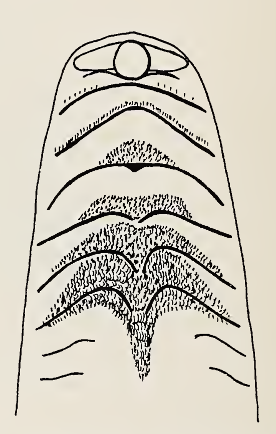


Abb. 131: *Paradoxurus hermaphroditus*

Herpestes

Die mir vorliegende Art *Herpestes (Herpestes) javanicus* in der Rasse *auropunctatus* läßt 9 deutlich ausgebildete Falten erkennen, wobei man die hinter der rundlichen Papilla palatina (mit seitlichen Anhängen) durch eine deutliche, wenn auch schmale Furche getrennte Querauffaltung in diesem Fall wohl als erste Gaumenfalte anerkennen muß. Es folgen 3 weitere durchgehende, etwas konvex nach vorn gebogene Falten mit leichter medianer Eindellung. Dahinter liegen 2 in der Mitte mit ihren Schenkeln zusammenstoßende und 3 weitere durch eine vertikale Furche getrennte Falten. Die Scharfkantigkeit der Falten nimmt von vorn nach hinten ab, so daß die letzten nur mehr leicht gerundet erscheinen. Hinter der 9. Falte kann man noch rechts und links je eine schwache Aufwölbung erkennen, die als stark reduzierte 10. Falte angesehen werden könnte. Außerdem sieht man zwischen der 6. und 7. Falte die rechts und links ungleichmäßig aus-

gebildete Anlage für eine Zwischenfalte. Durch diese Ungleichmäßigkeit liegen die dahinter folgenden Falten ebenfalls etwas unsymmetrisch.

Das von Retzius beschriebene und abgebildete Gaumenfaltenmuster von *Herpestes ichneumon* weist 10 Falten auf.

Mungo mungo

Nach der Beschreibung von Linton hat die Zebramanguste 9 Falten. Von diesen sind die 2. bis 5. durchgehend, die übrigen in der Mitte geteilt. Zwischen den letzten 3 oder 4 Falten sind einige Faltenteilchen zu erkennen.

Ichneumonia albicauda loempo

Von den untersuchten Schleichkatzen hat *I. albicauda* mit 11—12 Falten die höchste Zahl, wobei zu erwähnen ist, daß bei dem einen zur Verfügung stehenden Exemplar in der hinteren Gaumenhälfte die Falten etwas unsymmetrisch verlaufen und zum Teil unvollständig ausgebildet sind. Die vorderen Falten treten sehr markant hervor und sind mit scharfem Rand versehen, die hinteren dagegen sind schwächer ausgebildet und in der Mitte unterbrochen.

Hyaenidae

Hyaena striata

Ein Foetus der Streifenhyäne zeigt bereits ein klar ausgebildetes Faltenmuster (Abb. 132). Unserem bisherigen Vorgehen folgend, wird der falten-



Abb. 132: *Hyaena hyaena*

artige Abschlußrand der Papillenregion nicht als Falte mitgezählt, obgleich man gerade in diesem Fall etwas im Zweifel sein könnte. Es folgen 3 durchgehende und dahinter 6 unterbrochene Falten, deren Schenkel aboralwärts immer mehr nach der Seite zurückweichen. Die vorletzte Falte ist stark reduziert, und von ihr sind nur 2 kurze Schenkelstückchen sichtbar. Sehr bemerkenswert sind die vielen Papillen, die die Zwischenfelder bedecken und im vorderen Teil des Gaumens als längliche spitze, in Reihen angeordnete und nach hinten gerichtete Zähnchen ausgebildet sind, im hinteren Gaumenbereich dagegen mehr und mehr nur als kurze Erhebungen oder Körnchen in Erscheinung treten.

Felidae

Die Zahl der Falten ist bei den hier untersuchten Feliden relativ gering. Offenbar ist es zu einer Faltenreduktion im hinteren Abschnitt des harten Gaumens gekommen, worauf stark rudimentäre Faltenreste hindeuten.

Felis silvestris

Das Faltenmuster auf dem sehr breiten Gaumen unserer Wildkatze, *F. silvestris silvestris,* ist aufgrund der 3 mir vorliegenden Exemplare sehr symmetrisch angelegt. Rechnen wir — im Gegensatz zu Retzius — den hinter der gut ausgebildeten ovalen Papilla palatina liegenden bogenförmigen Abschluß nicht mit, so können wir 6 gut entwickelte, schön geschwungene und im allgemeinen konvex nach vorn gerichtete Falten erkennen (Abb. 133), die bis zum seitlichen Gaumenrand reichen. Hinter der 6. liegt noch eine mediane, sehr kurze, in der Mitte geteilte 7. Falte, die Retzius mit Recht als rudimentär bezeichnet. Völlig damit übereinstim-



Abb. 133: *Felis silvestris*



Abb. 134: *Leopardus geoffroyi*

mend ist der Faltenverlauf bei einer von mir untersuchten Falb-Katze, *F. s. libyca.* Auch bei den von Retzius untersuchten und abgebildeten Hauskatzen findet sich genau das gleiche Muster. Auffallend — und dies gilt für alle untersuchten katzenartigen Carnivoren — sind die vielen Kleinstpapillen, die zum Teil linear angeordnet, zum Teil aber auch wahllos die Seitenwälle und Zwischenräume der Falten bedecken. Retzius beschreibt diese Bildungen mit folgenden Worten: „Bei genauer Untersuchung erkennt man, daß sowohl diese rudimentären als auch alle die übrigen, ausgebildeten Stücke [Falten] an ihren Rückenkanten mit je einer Reihe von kleinen Zacken oder kleinen papillären Erhabenheiten versehen sind, und sowohl vor als hinter den Leisten steht je eine Reihe von ähnlichen rundlichen Knöpfchen; ferner sieht man in den Feldern zwischen den Leisten eine Menge zerstreuter derartiger kleiner Papillen. Hierdurch gewinnt die Gaumenplatte ein sehr zierliches Aussehen. Auch in dem hintersten Felde sind derartige Knöpfchen, obwohl spärlicher, vorhanden" (p. 151).

Auch Linton hat wie Retzius bei der Untersuchung der Gaumenfalten der Katzen noch eine vorderste, durch die Papilla palatina geteilte Falte mitgezählt. Dies ist sicherlich nicht berechtigt, da eine solche faltenähnliche Bildung ganz im Bereich der Papillenregion liegt. Außerdem hat Linton bei der Hauskatze (im Gegensatz zum Löwen) noch eine zusätzliche Falte (zwischen den von ihm als 4. und 5. angesehenen Falten) festgestellt. Hier dürfte es sich um einen Irrtum oder um eine individuelle Variation handeln.

Leopardus

Drei zur Verfügung stehende Exemplare von *L. geoffroyi* gleichen sich im Gaumenfaltenmuster völlig, stimmen aber auch im wesentlichen mit dem von *Felis silvestris* erstaunlich gut überein. Auch die kurze reduzierte 7. Falte in der Mitte des Gaumens ist vorhanden. Wie Abb. 134 zeigt, steigen die hinteren Gaumenfalten etwas steiler an als bei der Wildkatze.

Auch das Gaumenfaltenmuster eines jungen von mir untersuchten Exemplares von *Leopardus tigrinus* zeigt in Zahl und Form der Falten keine wesentlichen Unterschiede.

Neofelis nebulosa

Da der Gesichtsschädel etwas länger ist als bei den vorigen Arten, stehen die Gaumenfalten weiter voneinander entfernt. Im Prinzip gleicht das Muster weitgehend dem der besprochenen Feliden, die 7. Falte jedoch reicht seitlich weiter an die Molaren heran, und die Oberkante der 6. Falte ist — wahrscheinlich als individuelle Variation — im medianen Bereich gespalten.

Panthera leo

Linton gibt eine Beschreibung und Abbildung des Gaumenfaltenmusters von *P. leo*. Danach stimmt das Faltenmuster weitgehend mit dem von *Felis* überein. Wir zählen 7 deutlich ausgeprägte Falten. Es wurde bereits ausgeführt, daß wir eine im Bereich der Papillenregion liegende Auffältelung nicht mitzählen, die Linton veranlaßt hat, 8 Falten anzunehmen. Hinter der letzten deutlich ausgeprägten Gaumenfalte des Löwen finden sich nach Linton mehrere unregelmäßig verteilte Faltenstückchen, die er als rudimentäre Reste von ehemaligen Falten ansehen möchte.

PINNIPEDIA

Wie bereits Retzius feststellte, sind bei keinem der von ihm untersuchten Pinnipedier „die Gaumenleisten in ihrem bei den Fissipediern vorkommenden ursprünglicheren Typus erhalten, sondern sie sind im Gegenteil mehr oder weniger unregelmäßig und in verschiedene Stücke aufgelöst; bei einigen Tieren sind sie im Schwinden begriffen, bei anderen sogar ganz verschwunden" (p. 153). Dies bestätigen auch meine eigenen Untersuchungen an 2 weiteren, bisher noch nicht berücksichtigten Arten.

Phocidae

Phoca vitulina

Der von Retzius untersuchte Foetus eines Seehundes läßt eine mit großer medianer Papilla palatina versehene Papillenregion erkennen. Retzius schreibt dann: „Die dahinter liegende große Leistenregion zeigt vorn in der Mitte einen sich nach hinten ausgleichenden Kamm und jederseits von ihm kürzere oder längere Stücke von der Quere nach angeordneten Leisten, welche alle aus höcker- oder papillenartigen, etwas zugespitzten Auswüchsen zusammengesetzt sind. Wie die Fig. 7 zeigt, sind diese Leistenstücke ohne bestimmte Anordnung über die Gaumenfläche zerstreut, so daß es sich nicht lohnt, sie eingehender zu beschreiben. In der Medianpartie sind sie hinten nicht vertreten" (p. 154).

Phoca vitulina läßt also noch ein zwar irreguläres, im übrigen aber doch deutliches Gaumenfaltenmuster erkennen.

Halichoerus gryphus

Auch für die Kegelrobbe können wir den durch eine beigefügte Abbildung (Abb. 135) gestützten Ausführungen von Retzius folgen. „Hinter den Schneidezähnen sieht man die rundliche Papilla palatina mit einer von ihr nach vorn hin auslaufenden sehr schmalen Firste und einer etwas dickeren Firste nach hinten. Sowohl an der Papille selbst wie an den Seitenteilen der Region sind kleine Höckerchen und Wülste sichtbar. Einen die Region

hinten begrenzenden Wall findet man aber auch hier nicht, wohl aber weiter hinten eine aus zwei Seitenarmen bestehende Leiste, die von der Medianfirste der Quere nach und nach außen sowie etwas nach vorn gebogen verlaufen.



Abb. 135: *Halichoerus gryphus* (aus Retzius)

Dahinter erkennt man in der eigentlichen Leistenregion, die hinten ansehnlich verbreitert weit und hinter den Molarzahnreihen abgerundet endigt, gewissermaßen zwei Partien, nämlich eine vordere, in welcher die in je zwei Seitenarme getrennten Leisten mit ihren Stücken schräg nach außen-vorn gerichtet sind und sich sonst in verschiedener Weise biegen, und eine hintere, breitere, wo die langen Leisten in der Medianlinie teils zusammenhängen, teils unterbrochen sind und mehr gerade der Quere nach verlaufen. Zwischen ihnen treten einzelne lose Leistenstücke auf, und hinten lösen sie sich in eine Anzahl unregelmäßiger Stücke auf, welche ohne bestimmte Anordnung über die Fläche zerstreut sind; die hintersten richten sich schief nach außen-hinten" (p. 154).

Wie bei *Phoca* ist also auch bei *H. gryphus* noch ein zwar irreguläres, aber deutliches Faltenmuster zu erkennen.

Pusa hispida (= foetida)

Retzius konnte 6 Exemplare der Ringelrobbe untersuchen, die in der typischen Gestaltung des Gaumens übereinstimmen, jedoch eine beträcht-

liche Variation im Faltenmuster erkennen lassen. Hinter der aboralwärts nicht abgegrenzten Papillarregion beginnt die Leisten- oder Faltenregion. Bezüglich ihrer Ausbildung schreibt Retzius u. a.: „In der Leistenregion unterscheidet man einen kleinen medianen Kamm, der sich mehr oder weniger weit nach hinten spüren läßt, und beiderseits von ihm eine Anzahl von Leistenarmen, von denen sich je zwei an dem Kamm begegnen und als echte Gaumenleisten zu bezeichnen sind." „Dahinter folgt an solchen Gaumen, deren Leisten kräftiger entwickelt sind, eine Anzahl von drei der Quere nach angeordneten, schmalen, mehr oder weniger wellenförmig gebogenen Leisten, welche im ganzen zusammenhängend oder doch in der Medianlinie unterbrochen sind." „Hinter dieser Partie ist das ganze, allmählich verbreiterte, ausgehöhlte Feld des harten Gaumens beiderseits von der Medianlinie von einer Menge dicht stehender kleiner, schmaler Leisten und Leistenstücke besetzt; vorn sind dieselben mehr der Quere nach, hinten immer mehr von vorn-innen nach hinten-außen gerichtet. Auch verlaufen sie oft etwas wellenförmig oder geschlängelt und alternieren hier und da miteinander" (p. 153).

Wie erwähnt, ist ein hoher Grad an Variabilität vorhanden, der stets ein Anzeichen von Rückbildung ist. Im Vergleich zu den beiden vorhergehenden Arten ist bei der Ringelrobbe diese Rückbildung bereits weiter fortgeschritten.

Pagophilus groenlandicus

Es steht mir der Gaumenabguß eines Foetus zur Verfügung. Wie Abb. 136 zeigt, sehen wir am Vorderende des Gaumens eine große, gut



Abb. 136: *Pagophilus groenlandicus* (Abguß)

ausgebildete Region der Papilla palatina. Im übrigen aber ist das Gaumenfaltenmuster der Sattelrobbe völlig unregelmäßig und unsymmetrisch auf beiden Seiten. Man kann von einer sehr hohen Faltenzahl — etwa 12 bis 15 — ausgehen. Die vorhandenen Falten und Faltenbruchstücke sind sehr flach. Ganz allgemein deutet die völlige Regellosigkeit auf ein Schwinden der Faltenfunktion.

Hydrurga leptonyx

Retzius konnte den Gaumen eines Foetus vom Seeleoparden untersuchen und fand ihn „ganz glatt, ohne alle Querleisten" (p. 155). Am vorderen Ende des Gaumens war lediglich eine rundliche Papilla palatina und in der mittleren und hinteren Gaumenregion eine „mediale Firste" festzustellen. Beim Seeleoparden ist es also zum völligen Verschwinden der Gaumenfalten gekommen.

Otariidae

Aus der Familie der Ohrenrobben liegt mir selbst kein Material vor, und Retzius (1906) erwähnt lediglich, daß er einen Rohschädel eines Seelöwen (wahrscheinlich *Zalophus californianus)* untersucht habe und auf der noch vorhandenen Gaumenschleimhaut keine Querfalten feststellen konnte, ebenso wie es bei dem Seeleoparden der Fall gewesen sei.

Odobenidae

Odobenus rosmarus

Auf dem Gaumenabguß eines neugeborenen Walrosses findet man keinerlei deutliche Faltenbildung. Am vordersten Ende befindet sich eine rundliche Aufwölbung, die als Papilla palatina anzusehen ist. Im vorderen Gaumenraum sind 2 aufeinander zustrebende flache Furchen zu sehen, die sich nach hinten zu einer medianen Furche vereinigen. Rechts und links von ihr sieht man ganz flache, kaum hervortretende und durcheinander liegende Fältelungen, die vielleicht als Rudimente ehemaliger Gaumenfalten aufzufassen sind, denen man aber jede funktionelle Bedeutung absprechen muß.

LAGOMORPHA

Bei den Lagomorphen finden wir ein Gaumenfaltenmuster, das von dem der bisher behandelten Ordnungen sehr verschieden und am ehesten mit dem Muster der Ungulaten (im weitesten Sinne) vergleichbar ist. Während wir bisher von einem einfachen oder aber einem differenzierten Primärtyp gesprochen haben, können wir das Gaumenfaltenmuster der Lago-

morphen als einen Staffeltyp bezeichnen, der durch zahlreiche hintereinander gestaffelte Falten charakterisiert ist. Am ausgeprägtesten finden wir ihn dann bei den Perissodactylen und Artiodactylen.

Leporidae

Lepus

Retzius unterscheidet am Gaumenfaltenmuster seiner „Duplicidentaten", und zwar bei *Lepus* und *Oryctolagus*, 2 Faltengruppen: die zwischen den Backenzahnreihen stehenden Falten, nämlich 4 an der Zahl, und die den Diastema-Raum ausfüllenden wesentlich zahlreicheren Falten. Ich selbst sehe keine begründete Veranlassung, eine solche Zäsur im Gaumenfaltenmuster zu machen.

Nach meinen Beobachtungen an *Lepus europaeus* sind die hinteren Falten zwar etwas dünner und stehen enger beieinander als die vorderen. Dieser Unterschied macht sich aber nicht abrupt, sondern nur in einem gleitenden Übergang bemerkbar. Aufgrund der mir vorliegenden Exemplare kann das Faltenmuster etwas variieren, und zwar durch unsymmetrischen Verlauf der Falten rechts und links und durch Auftreten von Faltenbröckchen im Mittelfeld. Daher ist auch die genaue Angabe der Faltenzahl etwas schwierig.

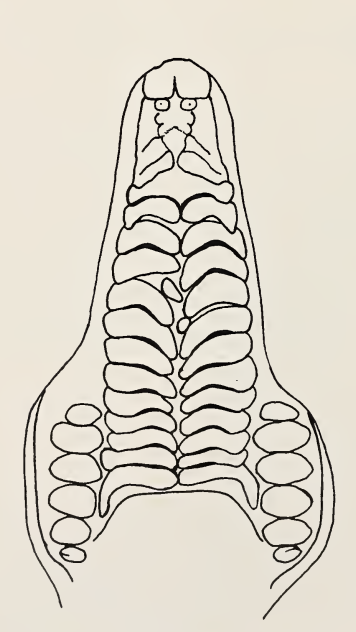


Abb. 137: *Lepus timidus*

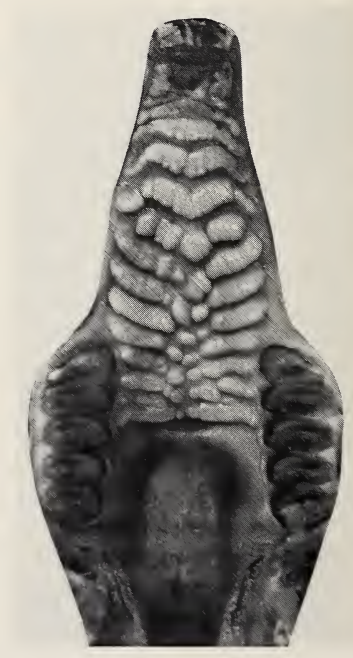


Abb. 138: *Lepus crawshayi*

Die Papilla palatina ist als relativ große länglich-eckige Platte ausgebildet, flankiert von 2 länglichen Fortsätzen. Die dahinter beginnenden Falten sind mit der Oberkante etwas nach hinten gerichtet. Die Falten selbst sind relativ weich. Ihre Anzahl dürfte bei *L. europaeus* 12—13 betragen und kann für *L. timidus* (Abb. 137) in Übereinstimmung mit Retzius mit 14 bis 15 angegeben werden, wobei jedesmal die Abschlußauffaltung des knöchernen Gaumens nicht mitberücksichtigt wird. Die hinterste Backenzahnregion ist faltenfrei.

Das Muster von *Lepus crawshayi* mit etwa 12—13 Falten ähnelt dem der europäischen Hasen. Erwähnenswert ist ein stärkeres Auseinanderfallen der mittleren und hinteren Falten (Abb. 138).

Oryctolagus cuniculus

Das Gaumenfaltenmuster entspricht dem des Hasen fast vollständig. Es kann nur anhand eines größeren Materials geklärt werden, ob etwaige kleine Unterschiede, wie sie auch von Retzius angegeben werden, konstant sind. Das Hauskaninchen hat nach meinen Beobachtungen das gleiche Gaumenfaltenmuster wie das Wildkaninchen.

Retzius hat die verschiedenen fortschreitenden ontogenetischen Stadien beim Kaninchen hinsichtlich der Entwicklung der Gaumenfalten untersucht und konnte feststellen, daß schon Embryonen von 2,3 cm Länge die Falten, vor allem an den Seiten, als Gaumenwälle deutlich ausgeprägt haben, und zwar bei noch nicht ganz geschlossenem knöchernen Gaumen. Es finden lediglich im Zuge der Größenzunahme entsprechende Veränderungen in den Proportionen und eine Vergrößerung der Faltenzwischenräume statt.

Sylvilagus brasiliensis

Ein Foetus von *S. brasiliensis* läßt 12 bereits gut ausgebildete Gaumenfalten erkennen, die bemerkenswerterweise sämtlich durchgehend sind. Die ersten 4 sind in der Mitte spitz nach vorn, die hinteren 8 spitz nach hinten gerichtet.

Ochotonidae

Ochotona

Schulze (1916) gibt in seiner Arbeit über die Lippen- und Wangenschleimhaut der Säugetiere (IV, Rodentia duplicidentata) je eine Abbildung von *Ochotona alpina* und *O. nepalensis*. Wie zu erwarten, ist der Grundtyp oder Bauplan des Gaumenfaltenmusters der Pfeifhasen der gleiche wie bei den Leporiden. Die Gaumenfalten reichen aboralwärts nur bis etwa zur Mitte der Backenzahnreihe, so daß der hintere Raum faltenfrei bleibt (Abb. 139). Die Zahl der Falten ist etwas geringer und beträgt etwa 10 bis 11, je nachdem, wie weit man die vordersten geteilten Faltenbildungen seitlich der Papilla palatina mitzählt. Die Kante der Falten ist wieder nach hinten gerichtet.

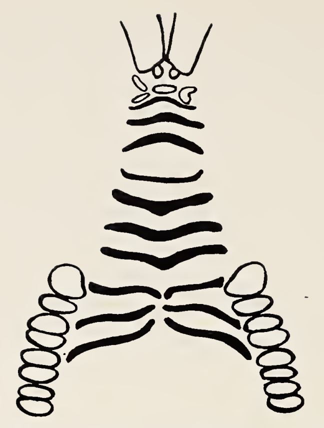


Abb. 139: *Ochotona alpina* (nach Schultze)

„U N G U L A T A"

Die „Huftiere" im weitesten Sinne, wie sie früher im System aufgeführt wurden, haben mit wenigen Ausnahmen ein Gaumenfaltenmuster, das wir, wie bereits bei den Lagomorphen erwähnt, aufgrund der dichten Faltenfolge als Staffelmuster bezeichnen wollen. Bei den Perissodactylen und Artiodactylen unterscheiden sich die verschiedenen Formen oft nur durch die Anzahl der Falten. Rückbildungen oder Abweichungen finden wir bei den Sirenen und Proboscidiern.

TUBULIDENTATA

Orycteropodidae

Orycteropus afer

Das Gaumenfaltenmuster der vor allem auf Termiten als Nahrung spezialisierten Erdferkel kann als differenzierter Staffeltyp bezeichnet werden. Aus der Literatur liegt eine Beschreibung und Abbildung von Linton vor. Mir selbst stand ein neugeborenes Exemplar zur Verfügung. Bei beiden verläuft das Faltenmuster links und rechts nicht ganz symmetrisch, indem manche Falten nur einseitig angelegt sind oder eine Verschiebung der normalerweise in der Mitte zusammenstoßenden Schenkel erfolgt ist. Wenn Linton 13 voll entwickelte Falten zählt und weiterhin angibt: „Between each is a secondary ridge, better marked at the anterior part of the palate, while posteriorly it is only indicated by a row of small, low papillae," (p. 222), so kann ich dem anhand der Feststellungen an dem mir vorliegenden Exemplar nicht voll zustimmen. Ich finde gerade im hinteren Gaumenabschnitt teils einseitig, teils beiderseits angelegte Falten, die nicht bis zur Mitte — wo eine dünne Raphe von vorn nach hinten verläuft — heranreichen; im mittleren Bereich sind bisweilen Reihen von

kleinen Papillen zwischen den Hauptfalten eingelagert. Unter Mitberücksichtigung der nicht voll ausgebildeten Falten beträgt die Gesamtzahl etwa 15 (Abb. 140).



Abb. 140: *Orycteropus afer*

Die Falten selbst sind nur sehr flach angelegt. Die Schenkel steigen von den Seiten nach der Mitte zu an und bilden einen stumpfen Winkel. Die Schneiden oder Kanten der Falten sind nach hinten gerichtet. Sicherlich dienen sie, wie z. B. bei den Pholidota oder den Myrmecophagiden, dazu, die von der klebrigen Zunge aufgenommenen Termiten, die die Hauptnahrung bilden, beim Wiedervorschnellen der Zunge abzustreifen. Da *Orycteropus* Backenzähne besitzt, dürfte möglicherweise der winkelförmige Verlauf der Falten mithelfen, die aufgenommene und von der Zunge abgestreifte Nahrung in den Bereich der Backenzähne gelangen zu lassen.

SIRENIA

Trichechidae

Trichechus manatus

Es standen mir ein frischtotes voll erwachsenes Weibchen und ein Foetus zur Verfügung. Der vordere Teil des adulten Oberkiefers (Abb. 141) wird von



Abb. 141: *Trichechus manatus*

einem weichen Polster eingenommen, das mit einem auf der Spitze stehenden Viereck abschließt, das offenbar die Papilla palatina darstellt. Der nachfolgende, bis zum Beginn der Backenzähne reichende vordere Gaumenteil ist durch eine mittlere Längsfurche geteilt, von der schräg nach vorn-außen gerichtete längliche Wülste ausgehen, die wir wohl als Gaumenfalten ansehen können. Die Oberfläche dieser vorderen Falten ist mit kammartig angeordneten Hornzapfen bedeckt, die den Vordergaumen zu einer rauhen Raspelfläche machen. Die Zahl der anzunehmenden Falten beträgt etwa 8—9, wobei es jedoch infolge der unsymmetrischen Anordnung und des unregelmäßigen Verlaufs der Auffaltungen schwierig ist, die Anzahl genau zu bestimmen. Zwischen den Zähnen ist das Gaumendach faltenfrei. Auf dem Gaumen des Foetus kann man im vorderen Teil eine Reihe von rauhen, ganz schwach profilierten Fältchen erkennen, die wie bei dem adulten Tier von der Mitte nach vorn-außen gerichtet sind.

Wir haben es hier also mit einem sehr stark veränderten differenzierten Gaumenfaltenmuster zu tun. Die funktionelle Bedeutung liegt nicht so sehr bei den Falten selbst, als vielmehr bei den auf den Falten sitzenden harten Hornzähnchen. Ihre Funktion wird bei einem Blick auf den dieser Raspelfläche entgegenstehenden Vorderteil des Unterkiefers verständlich. Dieser ist von einer Haut bedeckt, die ebenfalls einen harten hornigen Belag trägt. Ich möchte annehmen, daß bei dem Schließen des Mundes durch das Aufeinanderwirken dieser beiden Raspelflächen das Tier die ergriffene Pflan-

zennahrung (meist Algen) festhält und durch entsprechende Bewegungen abreißt. Bei der guten Entwicklung der Backenzahnreihen ist kaum anzunehmen, daß die rauhen vorderen Ober- und Unterkieferflächen zum Zerreiben der Nahrung benutzt werden. Bemerkenswert ist, daß die Zunge fast bis zur äußersten Spitze fest am Boden angewachsen ist, also kein freibewegliches Organ, wie bei den meisten anderen Säugern, darstellt.

Dugongidae

Bei den beiden Gabelschwanzsirenen *Dugong dugong* und *Rhytina gigas* (ausgestorben) kann man mit Sicherheit annehmen, daß die rauhen Flächen im vorderen Teil des Ober- und Unterkiefers eine reibende Funktion bei der Nahrungszerkleinerung haben, da bei ihnen die Zähne nicht sehr stark in Erscheinung treten oder sehr bald wieder verschwinden. Aus der von Gudernatsch gegebenen Beschreibung des Gaumens vom Dugong geht hervor, daß der intermolare Gaumenbereich faltenfrei ist. Leider steht mir kein Material zur eigenen Untersuchung zur Verfügung.

PROBOSCIDEA

Elephantidae

Loxodonta und *Elephas*

Nach den Ausführungen von Nellie Eales (1926) bestehen in der älteren Literatur Widersprüche bezüglich des Vorkommens von Falten bei Elefanten. Während Miall & Greenwood (1878) und Forbes (1879) das Vorkommen von Gaumenfalten verneinen, glauben Bolk (1917) bei einem Foetus des Afrikanischen Elefanten und Turner (1876) bei einem Foetus eines Indischen Elefanten Gaumenfalten feststellen zu können. Nach eigenen Beobachtungen von Nellie Eales kommen sowohl bei Embryonen als auch bei adulten Elefanten — hier offenbar nach Beobachtungen an lebenden Exemplaren — Gaumenfalten vor. Ich bin jedoch im Zweifel, ob es sich im letzteren Fall um echte Gaumenfalten handelt, oder nur um Unebenheiten des Gaumenepithels. Die speziellen Untersuchungen von Nellie Eales beziehen sich auf den Foetus eines Afrikanischen Elefanten mit einer Kopf-Rumpf-Länge von 21 cm. Eine der Arbeit entnommene Zeichnung (Abb. 142) gibt den Eindruck von einem Staffelmuster, wie wir es bei allen Huftieren im weitesten Sinne finden. Dazu schreibt Eales u. a.: „In the foetus, 16 paired but irregular ridges occur, arising from the median raphe and curving outwards, to lose themselves on the roof of the mouth. Each ridge represents a fold of mucous membrane, the free edge of the fold being directed posteriorly. This edge bears rounded papillae set so closely together as to give a beaded appearance. Anterior to the first pair of palatal ridges lies a pair of more regular, semicircular ridges which meet in the middle line in a pair of papillae" (p. 514).

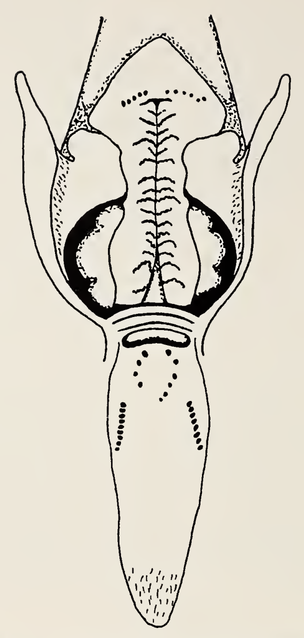


Abb. 142: *Loxodonta africana* (nach Eales)

Ein mir von Herrn Dr. Gorgas zur Verfügung gestelltes Foto vom Gaumen eines erwachsenen Indischen Elefanten läßt nur undeutliche, von einer Mittellinie ausgehende, sehr flache und offenbar sehr weiche Hautfalten erkennen, die man für rudimentäre und funktionslose Gaumenfalten halten könnte (Abb. 143). Außerdem berichtete mir Herr Dr. Gorgas mündlich, daß er an lebenden Zoo-Elefanten folgendes festgestellt habe: 3 jüngere Exemplare von etwa 8 bis 12 Jahren (2 Afrikaner, 1 Inder) lassen sehr flache, z. T. nur 2 bis 3 mm hohe Auffaltungen erkennen, und zwar etwa 8 bis 10 im vorderen Teil des Gaumens; der hintere Teil zwischen den Backenzähnen konnte nicht eingesehen werden. Ein älterer, über 20 Jahre alter Inder zeigte nur noch sehr schemenhafte und rudimentäre Faltenbildung. Aufnahmen von einem ♀ ad. und ♂ juv. von *L. africana,* die mir freundlicherweise von Herrn Dr. Leuthold zur Verfügung gestellt wurden, lassen in dem Gaumenraum zwischen den Backenzähnen keine Falten erkennen. Der vordere Gaumenbereich ist nicht mit aufgenommen.

Somit scheint das Vorkommen von Gaumenfalten bei Elefanten bisher nur im sehr frühen Embryonal-Stadium gesichert zu sein. Wir können hier zweifellos von einem Staffelmuster sprechen. Beobachtungen deuten darauf hin, daß rudimentäre und funktionslose Falten auch im postnatalen Zustand im antemolaren Gaumenbereich vorkommen können.



Abb. 143: *Elephas maximus*

HYRACOIDEA

Procaviidae

Procavia capensis

Die von Linton gegebene Abbildung des Gaumens von *P. capensis* läßt das typische Staffelmuster der „Huftierartigen" erkennen. Hinter der etwas differenzierten Papillenregion beginnen die in der Mitte unterbrochenen dicht aufeinanderfolgenden Querfalten, die den ganzen harten Gaumen bedecken. Ihre Anzahl beträgt 11—12. Rechte und linke Schenkel der Falten stehen alternierend zueinander, und bei den im mittleren Gaumenfeld stehenden Falten ragen die inneren Schenkelenden ein wenig über die Mittellinie hinaus (Abb. 144). Der von Linton gegebenen Beschreibung ist zu entnehmen, daß die Schneiden der ersten 5 Falten nach hinten gerichtet sind, die der nächsten vertikal stehen und die der 5 hinteren sich nach vorn neigen.



Abb. 144: *Procavia capensis* (nach Linton)

PERISSODACTYLA

Equidae

Equus

In der Literatur wird die Anzahl der den ganzen harten Gaumen bedeckenden und hintereinander gestaffelten Falten des Pferdes etwas unterschiedlich angegeben. Linton nimmt 16 bis 17 an und erwähnt, daß McFadyean (1902) 18 bis 20 feststellte; Ellenberger und Baum sprechen von 16 bis 18. Nicht mitzurechnen ist die den Abschluß des harten Gaumens andeutende faltenartige Aufwölbung unmittelbar hinter der letzten echten Falte, was möglicherweise wieder unterschiedlich beurteilt wurde. Dies könnte auch für die Abschlußkante der Papillenregion gelten. Jedenfalls ist eine gewisse Schwankungsbreite zweifellos vorhanden, wie es bei einer so hohen Zahl von Falten durchaus verständlich ist.

Eigene Beobachtungen beziehen sich auf den Gaumen eines reinrassigen Wildpferdes, *Equus przewalskii,* und auf einen Foetus des domestizierten Pferdes. Bei letzterem ist vorn im Gaumen eine deutliche rundliche Papilla palatina zu erkennen. Die Zahl der Gaumenfalten beträgt rechts und links je 17, von denen die 10 bis 11 hinteren in der Mitte geteilt und ihre Schenkel hier nach hinten eingebogen sind. Teilweise liegen die Schenkel rechts und links nicht in gleicher Ebene, sondern stehen alternierend zueinander. Die Schenkel der vorderen Falten stoßen in der Mitte zusammen. Das Gaumenfaltenmuster des Przewalski-Pferdes zeigt Abb. 145. Hier lassen sich jederseits 16 Falten erkennen, von denen die 8 vor der Backenzahnreihe gelegenen relativ breit, mit der Oberkante nach hinten gerichtet und rechts und links etwas gegeneinander verschoben sind. Die 8 intermolaren sind

dünner und nach oben gerichtet. In der Mitte biegen die Schenkel von vorn nach hinten zunächst steiler, dann flacher aboralwärts um; seitlich verlaufen die Faltenschenkel entlang der Zahnreihe weit nach hinten aus. Eine rundliche Papilla palatina ist deutlich ausgebildet; sie wird seitlich von je einem Polster umgeben, das einen abgegrenzten Hinterrand erkennen läßt.



Abb. 145: *Equus przewalskii*

Das mir vorliegende Gaumenfaltenmuster des Chapman-Zebras *(Equus burchelli antiquorum)* ist dem der vorhergehenden Art sehr ähnlich. Die ersten sehr breit ausgebildeten Falten sind mit ihrer scharfen Oberkante nach hinten gerichtet. Die nachfolgenden Falten sind mehr abgerundet und die hinteren nach vorn gestellt. Da das Gaumenepithel offenbar nicht vollständig ist, läßt sich die Anzahl der Falten nicht angeben.

Nach Linton ist das Gaumenfaltenmuster des Hausesels *(Equus [Asinus] asinus)* kaum verschieden von dem des Pferdes; die Zahl der Falten beträgt 17. Retzius gibt zu seiner Abbildung folgende Beschreibung: „Die Region der Papilla palatina ist halbmondförmig, mit ziemlich gut ausge-

prägter Papille in der Mitte. Die Anzahl der Gaumenleisten beträgt 15 oder 16; sie bestehen aus je einem Paar Seitenarme; sie verlaufen mit den äußeren Enden nach außen-hinten, und die medialen Enden der Seitenarme biegen sich nach hinten. Nach hinten hin am harten Gaumen sind die äußeren Enden der Leisten immer weniger nach hinten gebogen. Am hintersten Ende des harten Gaumens findet sich eine eigentümliche halbmondförmige Schlußplatte, und von ihr setzt sich der gerunzelte weiche Gaumen fort" (p. 133). Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Falten finden sich besonders im vorderen Gaumenbereich, während im hinteren Teil die Falten weitgehend symmetrisch angeordnet sind.

Tapiridae

Tapirus terrestris

Ein von mir untersuchter Gaumen von *T. terrestris* läßt 14 sehr symmetrisch angeordnete Falten erkennen, von denen die Schenkel im vorderen Gaumenabschnitt in der Mitte zusammenstoßen und scharf nach hinten umbiegen, im hinteren Abschnitt durch eine schmale Furche getrennt sind. Zwischen der 12. und 13. Falte ist auf der rechten Seite von der Mittellinie ausgehend ein kurzer Ansatz zu einer Zwischenfalte vorhanden, wobei offen bleiben muß, ob es sich um eine reduzierte oder eine neu angelegte Falte handelt. Bei den vorderen Falten ist die Firste etwas nach hinten, bei den hinteren Falten nach oben gerichtet. Die Backenzähne reichen nach hinten noch etwas über das Faltenmuster hinaus.

Rhinocerotidae

Rhinoceros unicornis

Abb. 146 zeigt den Gaumenabguß eines neugeborenen Panzernashorns. Es hebt sich vorn eine voluminöse Papilla palatina ab. Die in der vorderen Gaumenhälfte ziemlich symmetrisch, im hinteren Abschnitt dagegen unregelmäßig verlaufenden wulstigen Falten sind in der Mitte geteilt. Infolge Verzweigung oder Verschmelzung einiger Falten läßt sich die Faltenzahl nur annähernd mit 15 bis 16 angeben.



Abb. 146: *Rhinoceros unicornis* (Abguß)

ARTIODACTYLA

Suidae

Sus scrofa

Die sehr hohe Zahl von Gaumenfalten wird schon in der Literatur hervorgehoben. Auf der von Linton gegebenen Abbildung sind etwa 22 bis 23 Falten zu zählen, von denen nur die Falten im letzten Gaumendrittel unregelmäßig gestaltet sind. Dagegen verlaufen die vorderen Falten sehr symmetrisch, wenn auch rechter und linker Schenkel häufig miteinander alternieren. Retzius fand beim Hausschwein in der Regel nicht weniger als 23 Falten. Ellenberger und Baum (1974) geben 20 bis 22 Falten an.

Mir selbst liegen die Gaumen eines *S. scrofa* juv. und ♂ ad. vor. In beiden Fällen zähle ich 23 in der Mitte geteilte Falten, deren Schenkel fast



Abb. 147: *Sus scrofa*

sämtlich alternierend zueinander stehen (Abb. 147). Entsprechend der Verschmälerung des hinteren Gaumenabschnittes verkürzen sich die Schenkel ebenfalls und sind zur Mitte hin steiler angestellt, während die vorderen mehr waagerecht verlaufen.

Die Papilla palatina ist als herzförmige Verdickung deutlich zu erkennen; sie ist vorn und an den Seiten von einer wulstförmigen Umrandung umgeben, deren hinterer Rand nicht als Falte mitgerechnet ist.

Potamochoerus porcus und *Phacochoerus aethiopicus*

Lönnberg (nach Schultz, 1949) stellte für das Buschschwein 22 und für das Warzenschwein 23 Falten fest.

Babyrousa babyrussa

Der Gaumenabguß eines neugeborenen Hirschebers läßt etwa 24 bis 25 unterbrochene Falten erkennen, wobei sich die ersten 2 und die 6 letzten Falten etwas verschwommen abzeichnen, die übrigen dagegen deutlich hervortreten. Das Muster ist sehr symmetrisch angeordnet, nur die Schenkel einiger im vorderen Gaumenbereich liegenden Falten stehen alternierend

zueinander. Der mediane Zwischenraum zwischen den Schenkeln nimmt aboralwärts zu.

Tayassuidae

Tayassu pecari

Bei einem von Schultz (1949) abgebildeten Gaumen eines Foetus sind 18 in der Mitte unterbrochene Gaumenfalten zu erkennen. Die Schenkel verlaufen ziemlich waagerecht oder ein wenig konkav nach vorn und stehen in der Mittellinie alternierend zueinander.

Hippopotamidae

Hippopotamus amphibius

Zur Auswertung standen ein Foetus mit einem gut ausgeprägten Gaumenfaltenmuster und eine von Schultz (1949) gegebene Gaumenabbildung eines Foetus zur Verfügung. Beide lassen ein etwas unsymmetrisch verlaufendes Faltenmuster erkennen. Man kann etwa 16 Falten zählen, jedoch kommt es zu Verästelungen, Verschmelzungen und zum Auftreten dünner oder nur in Bruchstücken ausgebildeter Zwischenfalten, was die genaue Beurteilung der Faltenzahl erschwert. Sämtliche Falten sind in der Mitte unterbrochen und bei den meisten sind die Schenkel hier in der Mitte stark umgebogen.

Die Papillenregion mit der medianen Papilla palatina und seitlich und frontal angelagerten erhabenen Feldern ist auffallend umfangreich.

Camelidae

Camelus ferus f. *bactriana*

Bei dem von mir untersuchten Gaumen eines Foetus (Abb. 148) treten die ersten beiden Falten nur als rudimentäre Bruchstücke in Erscheinung. Es folgen etwa 7 klarer ausgeprägte Querfalten, die in der Mitte unterbrochen sind und deren Schenkel hier alternierend zueinander stehen. Die im hinteren Gaumenbereich befindlichen rudimentären Bruchstücke lassen nur 4 bis 5 Falten vermuten. Die Falten selbst sind nur schwach erhaben.

Lama guanicoe f. *glama*

Bemerkenswerterweise ähneln die mir vorliegenden Gaumen von zwei etwa 8—10 Tage alten Lamas dem des eben besprochenen Kamels, indem ebenfalls die vorderste und die hinterste Gaumenfaltenpartie sehr undeutlich und rudimentär angelegt sind (Abb. 149). Die im Mittelfeld des Gaumens liegenden Falten sind unterbrochen und ihre Schenkel alternieren miteinander. Die Falten sind ganz flach und die oberste Epithelschicht ist verhornt, läßt sich aber leicht ablösen.

Bei einem erwachsenen Alpaka sind die Gaumenfalten deutlicher ausgeprägt. Ihre Zahl beträgt etwa 15, von denen die mittleren Falten besonders breit sind.



Abb. 148: *Camelus ferus* f. *bactriana*

Tragulidae

Tragulus javanicus

Bei einem ♂ ad. sind 12, bei einem ♀ ad. 10 in der Mitte geteilte, gut ausgebildete Gaumenfalten zu erkennen (Abb. 150). Die Schenkel der vordersten und der hintersten Falte stehen rechts und links annähernd symmetrisch. In dem dazwischenliegenden Faltenbereich alternieren die Schenkel.

Cervidae

Dama dama

Der von Retzius beschriebene und abgebildete Gaumen läßt vorn wieder eine große Papillenregion mit einer birnenförmigen medianen Papilla palatina erkennen. Dahinter folgen 2 kleine Höckerchen, die als rudimentäre Falten gedeutet werden. Retzius schreibt weiter: „Dann folgt die eigentliche Region der Gaumenleisten, welche aus einer vor den Backenzähnen gelegenen Partie mit 8 von je 2 durch eine Medianfurche getrennten Seitenhälften gebildeten Leisten besteht. Diese sind kräftig ausgebildet, dachziegelartig angeordnet, mit erhabenen, gezähnelten, konkav ausgehöhlten hinteren Rändern versehen. Nach hinten hin sind sie mehr gerade, der Quere nach

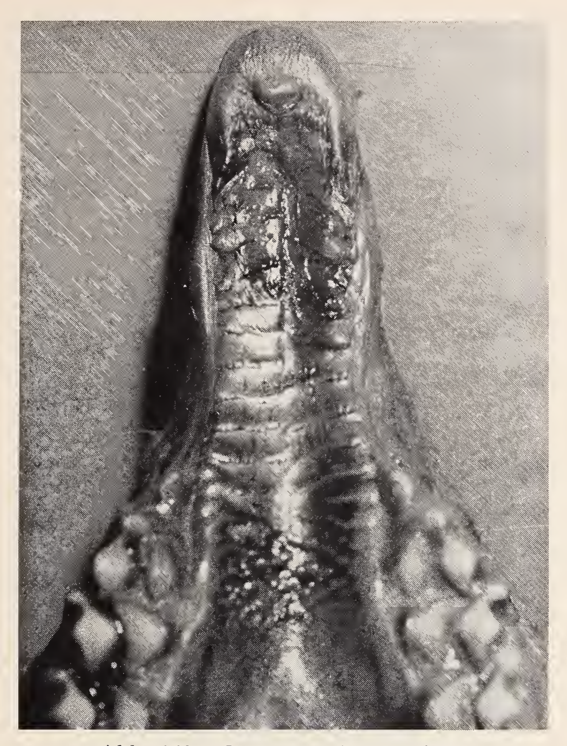


Abb. 149: *Lama guanicoe* f. *glama*



Abb. 150: *Tragulus javanicus*

gestellt. Zwischen den Backenzähnen sind vorn die Leisten noch ziemlich kräftig, verlieren aber allmählich den gezähnelten hinteren Rand und verschwinden zuletzt hinten; die Schleimhaut des ausgehöhlten, gewölbten Gaumens zeigt nur unregelmäßige Furchen und Runzeln" (p. 138). Wesentlich ist, daß die letzten Falten mehr oder weniger rudimentär werden. Die Zahl der deutlich erkennbaren Falten beträgt 13.

Cervus elaphus

Zwei mir vorliegende Gaumen von adulten Rothirschen zeigen 14 bis 15 flache, relativ breite Falten, von denen die vorderen gezähnelt sind. Aboralwärts löst sich das Faltenfeld in kleine Erhebungen auf, und die hintere interdentale Partie des Gaumens ist nahezu glatt und faltenfrei (Abb. 151).

Capreolus capreolus

Außer 2 von mir untersuchten Exemplaren stehen 3 von Retzius gegebene Abbildungen zur Verfügung. Dieser Autor (1906) hebt hervor, daß zwar eine gewisse individuelle Variation bezüglich der Anordnung der Gaumenfalten vorkommt, aber der allgemeine Typ bewahrt bleibt. Die



Abb. 151: *Cervus elaphus*

Variation drückt sich auch wieder in der unterschiedlichen Zahl der Falten aus, wobei allerdings zu bemerken ist, daß gerade im interdentalen Teil des Gaumens die Falten mehr oder weniger verschwinden und es daher schwierig ist, ihre Zahl anzugeben. Wir können von etwa 16 bis 20 Falten sprechen (Abb. 152).

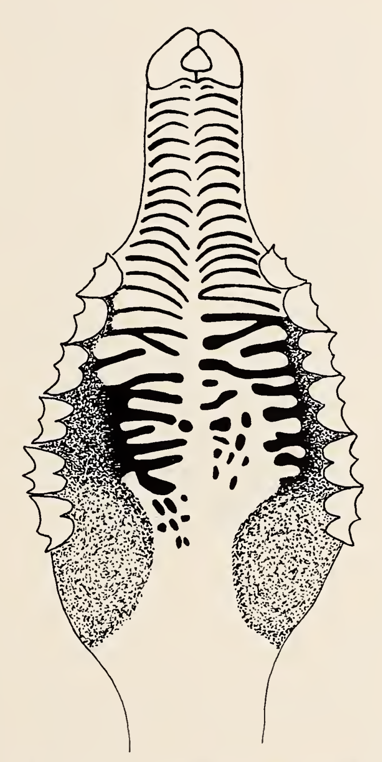


Abb. 152: *Capreolus capreolus*

Odocoileus dichotomus

Vom Sumpfhirsch liegt mir der vordere Schnauzenteil mit dem entsprechend unvollständigen Faltenmuster vor, so daß die Anzahl der Falten nicht angegeben werden kann. Das Muster entspricht dem der nachfolgenden Art.

Alces alces

Es liegen mir 2 Gaumenfaltenmuster vom Elch vor, die sich weitgehend gleichen und etwa 24 in der Mitte geteilte, nach der Gaumenmitte zu brei-

ter werdende Falten erkennen lassen. Diese liegen dachziegelartig übereinander. Nur die Falten im letzten Drittel des Musters sind nahezu glattrandig. Die übrigen haben einen spitzgezähnelten Rand. Die Papillenregion mit der medianen Papilla palatina ist wie bei den verwandten Arten recht groß.

Rangifer tarandus

Das von Retzius beschriebene und abgebildete Gaumenfaltenmuster gleicht dem der übrigen Cerviden. Da die hintersten Falten nur verschwommen angedeutet sind, kann die genaue Zahl nicht angegeben werden. Retzius schreibt: „Vor den Backenzähnen beläuft sie sich auf etwa 15. Die dahinterliegenden, allmählich verschwindenden Leisten lassen sich auf etwa 6 bis 7 berechnen" (p. 137).

Bovidae

Cephalophus monticola melanorheus

Schulze (1912) bildet im Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über die Wangen- und Lippenbildung der Säugetiere auch den Gaumen eines Blauduckers ab. Es lassen sich mindestens 12 an ihrem Rand gezähnelte, rechts und links nicht ganz symmetrisch angeordnete Falten unterscheiden. Aboralwärts verschwinden die Gaumenfalten allmählich. Wiederum ist die Papillenregion sehr umfangreich.

Taurotragus oryx

Das mir vorliegende Gaumenfoto einer erwachsenen Elenantilope zeigt wieder eine sehr umfangreiche Papillenregion. Die Falten sind mit ihren Kanten nach hinten gerichtet und stark gezähnelt. Aboralwärts verbreitern sich die nicht immer symmetrisch verlaufenden Falten sehr stark und verschwinden dann mehr und mehr, so daß ein großer interdentaler Bereich faltenfrei bleibt. Insgesamt kann man 14 bis 15 Falten unterscheiden.

Bos primigenius f. *taurus*

Vom Hausrind hat wiederum Retzius eine Beschreibung und eine hier übernommene Abbildung (Abb. 153) gegeben. Das Gaumenfaltenmuster zeigt nichts wesentlich Neues. Die hinteren interdentalen Falten werden allmählich flacher und rudimentär und verschwinden dann völlig. Die Faltenzahl läßt sich mit wenigstens 16 angeben. Diese Anzahl entspricht auch der auf einem von Schulze (1912) gegebenen Foto.

Antidorcas marsupialis

Für den Springbock gibt Linton 17 Falten an. Das Muster sei ähnlich wie das vom Rind und Schaf.

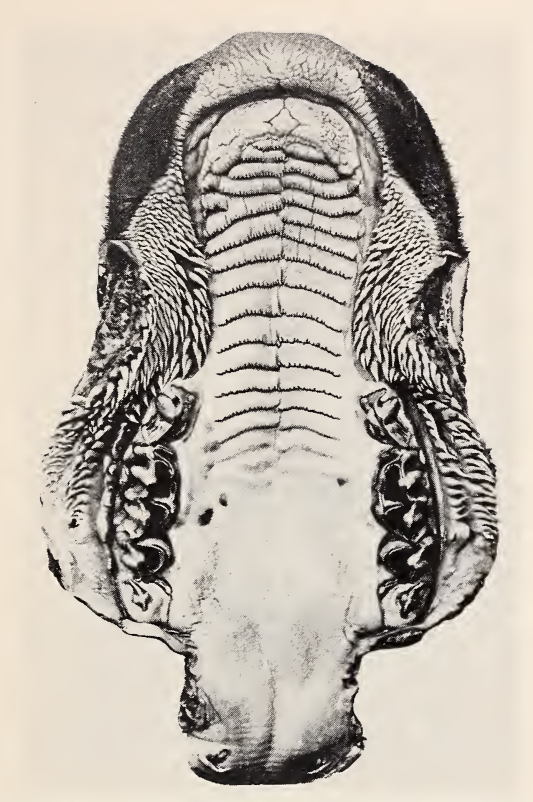


Abb. 153: *Bos primigenius* f. *taurus* (aus Retzius)

Connochaetes gnou

Nach Lönnberg (1901/02) hat das Weißschwanzgnu 20—21 Falten.

Antilope cervicapra

Ein Exemplar der Hirschziegenantilope hat 22 Gaumenfalten, die aboralwärts nur bis zum ersten Drittel des intermolaren Gaumenraumes reichen (Abb. 154).

Ammotragus lervia

Ein junger zur Verfügung stehender Mähnenspringer zeigt 17—18 Falten. Auch hier bleibt der hintere Teil des intermolaren Gaumenraumes faltenfrei.

Capra ibex f. *hircus*

Retzius beschreibt die Gaumenfalten (oder -leisten) wie folgt: „Die Region der Gaumenleisten schiebt sich in das durch den schwach konkaven



Abb. 154: *Antilope cervicapra*

hinteren Rand der Papillenregion begrenzte Feld mit ihren Querleisten vor und reicht hinten bis zwischen die vorderen Backzähne. In dieser bei der Ziege schmalen Gaumenpartie sind die Querleisten stark entwickelt und gewissermaßen dachziegelartig übereinander gelagert, indem sich jede vordere mit ihrem erhabenen, aber nicht gezähnelten Hinterrande über die Wurzel der nächst folgenden legt" (p. 136). Es sind 10 Falten in der vorderen Hälfte des Gaumens gut erkennbar. Die nachfolgenden werden immer konturloser und verschwinden dann ganz. Insgesamt dürften etwa 15 Falten vorhanden sein.

Ovis ammon

Der von mir untersuchte Gaumen eines Mufflon *(musimon)* zeigt eine große Papillenregion mit einer auf der Spitze stehenden eckigen Papilla palatina. Es folgen mindestens 15 sehr symmetrisch stehende, in der Mitte durch eine schmale Furche unterbrochene Falten. Wie bei den vorhergehenden Arten verschwinden auch hier die hintersten interdentalen Falten mehr und mehr (Abb. 155).

Das Hausschaf *(O. a. f. aries)* behandelt Retzius und schreibt über die Gaumenfalten: „Die Querleisten der Leistenregion sind auch beim Schafe dachziegelartig angeordnet, ihre erhabenen hinteren Ränder sind gezähnelt, obwohl weniger stark als beim Rind. Sie sind durch eine Medianfurche in 2 Seitenhälften geteilt. Hinten, zwischen den vorderen Backzähnen, werden die Leisten niedriger und sind nicht mehr dachzieglartig angeordnet; weiter hinten werden sie immer undeutlicher und verschwinden zuletzt" (p. 137). Die Zahl der Gaumenfalten kann ebenfalls mit 15 angegeben werden. Auch eine von Schulze (1912) gegebene Abbildung läßt die gleiche Faltenzahl erkennen.

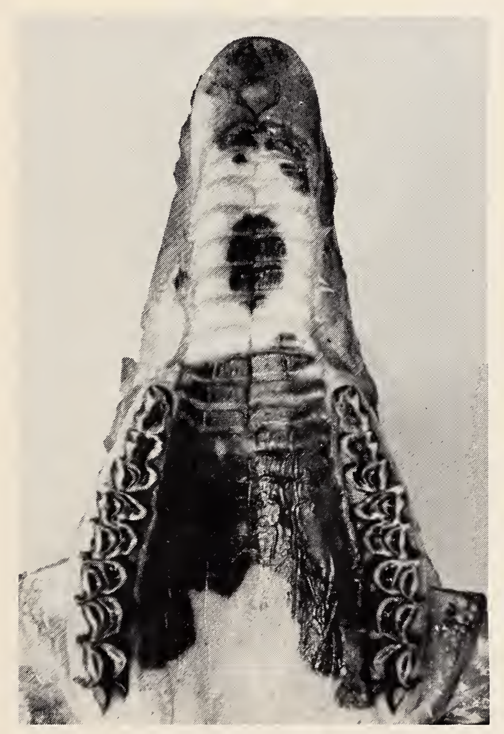


Abb. 155: *Ovis ammon*

Ovibos moschatus

Lönnberg (1900) bildet den Gaumen des Moschusochsen ab und gibt die Zahl der Gaumenfalten mit 13 bis 14 an, wobei er aber die aboralwärts mehr und mehr verschwindenden, auf dem Foto noch angedeuteten Falten nicht mitgezählt hat. Der Verlauf der Falten ist nicht ganz regelmäßig, bisweilen sind kleine Faltenstücke im mittleren oder seitlichen Faltenbereich eingelagert.

CETACEA

Die hier als letzte angeschlossenen Wale haben bezüglich der Ausbildung der Gaumenfalten zwei völlig konträre Richtungen eingeschlagen: vollständige Rückbildung einerseits und funktionell bedingte extreme Spezialentwicklung andererseits. Mir selbst lag nur wenig Material vor, so daß ich mich im übrigen auf die nicht sehr zahlreiche Literatur stützen muß.

MYSTACOCETI

Bei den Bartenwalen findet sich nur in embryonalen Stadien eine Zahnanlage, die später völlig verschwindet, so daß die Kiefer schon bei den Neugeborenen völlig zahnlos sind. Dafür entwickeln sich — erst relativ spät — auf jeder Seite des Gaumens zahlreiche quergestellte, wie die Blätter eines Buches dicht aufeinander folgende und rechts und links in den Mundraum hinabreichende Hornplatten mit ausgefranstem Innenrand, die Barten, deren Anzahl mehrere Hundert betragen kann. *Balaena mysticetus* z. B. besitzt jederseits über 300 Barten von einer durchschnittlichen Länge von 3 m und einer Breite von 25—30 cm. Vor allem Tullberg (1883) hat sich mit der Entwicklung der Barten bei Embryonen genauer beschäftigt und faßt seine Ergebnisse zusammen: „In morphologischer Hinsicht sind die Barten den Schwielen [wir würden sagen ‚Falten'] im Gaumen gewisser Säugetiere, z. B. der Wiederkäuer, am nächsten verwandt, trotzdem sie im ausgebildeten Zustand sehr von ihnen abweichen. In dem Stadium, wo die Erhöhungen auf der Oberfläche der Bartenanlage hervorzutreten beginnen, gleichen die Barten auch in auffallender Weise oben genannten Bildungen, obgleich die Epithelmasse bei den Bartenanlagen um ein ganz bedeutendes dicker ist. In beiden Fällen haben wir erhöhte Bindegewebsfortsätze mit Gruppen von verlängerten Papillen, und in beiden Fällen entsprechen die Bindegewebsfortsätze auch den Erhöhungen auf der Oberfläche der Schleimhaut . . ." (p. 31). Nach Retzius hatte schon Cuvier die von Tullberg später bestätigte Vermutung ausgesprochen, daß die Barten als eine vergrößerte Ausbildung der z. B. am Gaumen des Rindes vorhandenen gezähnelten Falten anzusehen seien. Bei den Bartenwalen haben sich also die Gaumenfalten gewaltig vermehrt und sind zu extrem langen Hornplatten umgebildet (Abb. 156).

Bei einem mir zur Verfügung stehendem Foetus von *Balaenoptera physalus* mit einer Gesamtlänge von 60 cm ist die Gaumenfläche, abgesehen von einzelnen kleinen Runzeln, noch völlig faltenfrei. Offenbar beginnt die Faltenbildung erst in einem späteren Entwicklungszustand.

Die funktionelle Bedeutung der, wie erwähnt, an der Innenkante mit Fransen versehenen Barten besteht bekanntlich darin, daß die mit dem Wasser im Mund aufgenommenen Beutetiere beim Herausdrücken des Wassers an den Bartenfransen hängenbleiben und ausgeseiht werden.

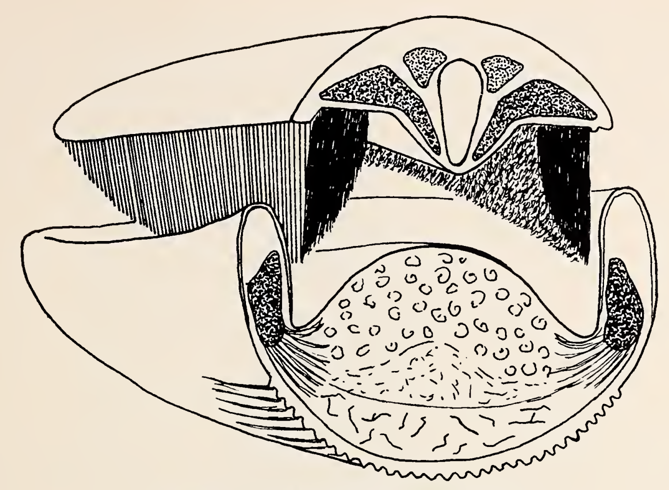


Abb. 156: „Bartenwal" (nach Slijper)

ODONTOCETI

Es stehen mir nur wenige Angaben über die Gaumen von Zahnwalen zur Verfügung. Retzius bildet den Gaumen eines Delphin-Foetus ab und gibt an, daß er vollkommen glatt, also faltenfrei sei. Mir selbst standen ein junger *Tursiops truncatus* und je ein Foetus von *Phocaena phocaena* (Abb. 157) und *Sotalia guianensis* (Abb. 158) zur Verfügung. Alle 3 lassen keinerlei Faltenbildung erkennen. Zweifellos genügt es bei diesen Arten, daß die unzerkleinert verschluckte Nahrung (meist Fische) mit den spitzen, zahlreich vorhandenen Zähnen ergriffen und festgehalten wird.

Über den zur Familie der Schnabelwale (Ziphiidae) gehörenden Entenwal, *Hyperoodon rostratus,* bei dem die Zähne, wie bei den Familienangehörigen überhaupt, fast sämtlich rudimentär und rückgebildet sind, hat Kükenthal (1893) folgende Feststellung gemacht: „Die weiche Nahrung, welche nicht mit den Zähnen festgehalten oder gar zerbissen zu werden braucht (ich fand in einem frisch harpunierten Exemplar einen großen, nur etwas zerquetschten, sonst unversehrten Cephalopoden im Schlunde) wird nicht mehr vom Gebisse, welches gänzlich rudimentär geworden ist, sondern von den Kieferrändern ergriffen. Beim Erwachsenen sind die Kieferränder sehr hart und von sehr fester Haut bedeckt, die im Oberkiefer mit auf den Gaumen sich fortsetzenden Querleisten bedeckt ist. Obere und untere Kieferränder passen vollkommen aneinander, und indem das Gaumendach ziemlich tief ausgehöhlt ist, stoßen sie nicht in breiten Flächen, sondern in 2 ziemlich scharfen Kanten zusammen. An Stelle der funktionell nutzlos gewordenen Zähne sind also die scharfen Kieferränder getreten, welche hier und da spitze, harte, hornige Gebilde, die Baussardschen Höckerchen, tragen. Es leuchtet

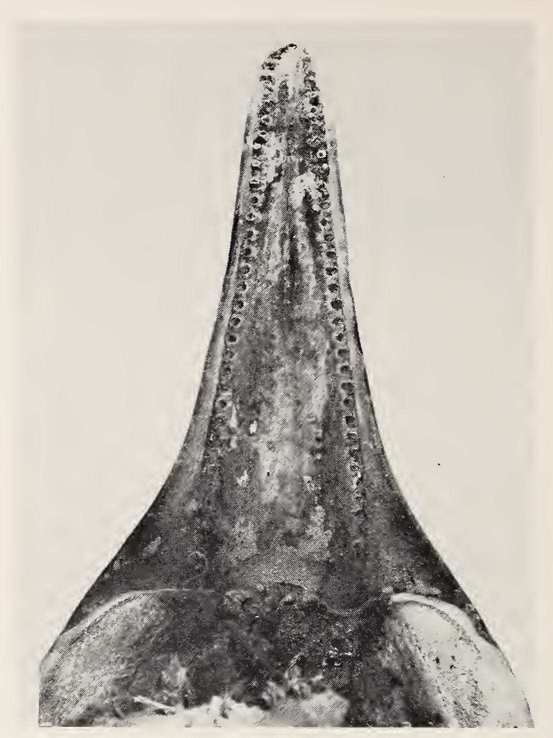


Abb. 157: *Phocaena phocaena*



Abb. 158: *Sotalia guianensis*

ein, daß derartige hornbedeckte Schnabelbildungen zum Ergreifen der weichen Nahrung ganz vorzüglich und viel besser als Zähne geeignet sind" (p. 321). Ob die von Kükenthal erwähnten, sich auf den Gaumen fortsetzenden Querleisten etwas mit den bei anderen Säugetieren primär vorhandenen Gaumenfalten zu tun haben, muß zunächst dahingestellt bleiben. Eine neue Untersuchung wäre sehr erwünscht.

AUSWERTUNG DER ERGEBNISSE

Die Gaumenfalten, ein ancestrales Merkmal

Die auf dem sekundären Gaumendach der Säugetiere befindlichen Gaumenfalten oder -leisten (Rugae palatinae) sind ein charakteristisches Merkmal der Säugetiere. Bei den Panzerechsen unter den Reptilien, bei denen der Mundraum vom Rachenraum in gleicher Weise wie bei den Säugern getrennt ist, ist der Epithelbelag des Gaumens nicht aufgefaltet, sondern glatt. Als eine gewisse Parallelentwicklung zu den Gaumenfalten der Säugetiere könnte man vielleicht die z. B. bei Hühnervögeln auf dem Gaumenrachendach auftretenden Papillen-Querreihen ansehen, wie sie eine von Ellenberger und Baum (1974) gegebene Abbildung zeigt. Diese Papillenreihen haben jedoch entwicklungsgeschichtlich mit den Gaumenfalten der Säugetiere absolut nichts zu tun, und über ihre funktionelle Bedeutung ist wohl kaum etwas näheres bekannt geworden (Festhalten der Nahrung im Schnabel?).

Gaumenfalten finden wir unter den rezenten Säugetieren schon bei den primitivsten Formen, den Monotremen, von denen man annimmt, daß sie bereits im Jura aus einer der Säugetierstammgruppen entstanden sind, sich weiterentwickelt und bis heute in wenigen Resten erhalten haben. Wir finden Gaumenfalten ferner bei allen Marsupialiern ebenso wie bei den Placentaliern, deren gemeinsame Stammformen bei den Pantotheria zu suchen sind und die sich während der Kreidezeit getrennt haben.

Man kann daher wohl mit Sicherheit annehmen, daß die Gaumenfalten bereits am Ursprung des Säugetierstammbaumes oder in der Übergangsperiode vom Reptil zum Säuger entstanden sind, vielleicht schon, als sich bei den säugetierähnlichen Reptilien (Therapsida) ein knöchernes, die Atemwege vom Mundraum trennendes Gaumendach zu bilden begann und ferner eine Differenzierung des Gebisses eintrat, nämlich die Umwandlung der homodonten Reptilienzahnreihen zum heterodonten Säugergebiß. Sicherlich waren beide Evolutionsvorgänge — Trennung der Atemwege vom Mundraum, also Ermöglichung der Atmung unabhängig von der Nahrungsaufnahme, und die besere Aufschließung und Ausnützung der Nahrung durch

Zerkauen im Munde — Voraussetzung oder Begleiterscheinung bei der Entwicklung zur Homoiothermie. Da die Gaumenfalten zweifellos bei der Nahrungsaufnahme eine Rolle spielen und beim Festhalten der Nahrungsstoffe die vorderen Zähne, Incisivi und Canini, funktionell unterstützen, dürften auch sie zu diesem Komplex der Entwicklungsvorgänge gehören, die zur Entwicklung der — warmblütigen — Säugetiere geführt haben. Erwähnt sei in diesem Zusammenhang, daß so typische Schlinger, wie die Delphine, bei denen sich die Zähne wieder zu einem homodonten Fanggebiß umgebildet haben, keine Gaumenfalten besitzen, und zwar zweifellos infolge sekundärer Rückbildung dieser Falten. Wir werden später noch auf diese Tatsache zu sprechen kommen.

Auch das frühe Auftreten der Gaumenfalten während der Embryonalentwicklung spricht für ein stammesgeschichtlich sehr altes Merkmal. Am besten sind die Verhältnisse beim Menschen untersucht worden. Es hat sich hier gezeigt, daß schon im frühesten Embryonalstadium Gaumenfalten zu erkennen sind. Als erster hatte Gegenbaur (1878) auf diese Tatsache hingewiesen. Retzius (1906) hatte später schon bei Foeten mit einer Scheitel-Steiß-Länge von 3,1 cm ein Gaumenfaltenmuster erkennen können, und Schultz (1949) erwähnt, daß — nach mündlicher Mitteilung von G. L. Streiter — auf Schnittpräparaten von menschlichen Embryonen mit einer Länge von 2,8 cm unzweifelhaft Gaumenfalten festzustellen seien.

Ebenso überraschend ist es, daß die meisten Untersuchungen darauf hindeuten, daß das schon in sehr frühem Embryonalstadium angelegte Gaumenfaltenmuster im weiteren Entwicklungsablauf meist keine wesentlichen Veränderungen mehr erfährt. Allerdings war zunächst Gegenbaur — aufgrund eines zu geringen Materials — zu der Annahme gekommen, daß sich beim Menschen im Lauf der prä- und postnatalen Entwicklung eine Veränderung im Sinne einer Reduktion, besonders bezüglich der Zahl der Falten, bemerkbar mache. Diese Vorstellung konnte vor allem von Schultz (1949) anhand eines reichen Materials widerlegt werden. Schultz wies nach, daß ganz allgemein das menschliche Gaumenfaltenmuster einer sehr starken Variation unterliegt, die auch schon bei Foeten vorkommt. Er schreibt: „It is apparent from these facts that there is no valid evidence for the old claim that the number of palatine ridges of man is significantly greater in early fetal than in adult life. In the human palates examined by the author, the number of ridges averages slightly less in the 30 fetuses than in the 251 juveniles and adults, but this difference is not statistically significant. The writer, therefore, is forced to conclude that the number of palatine ridges does not change with age, except occasionally during senility, when some or all rugae may fade and even disappear" (p. 61).

Im gleichen Sinne konnte ich feststellen, daß z. B. relativ kleine Embryonen von Flughunden bereits das Faltenmuster von Erwachsenen erkennen lassen. So haben z. B. bei dem Flughund *Megaloglossus woermanni* Embryonen, die bei der Geburt etwa 30 mm messen, bei einer Länge von 11—16 mm

Scheitel-Steiß-Länge bereits deutlich sich abzeichnende Falten, die in ihrem Verlauf dem der adulten Tiere entsprechen. Gleiches trifft wahrscheinlich auch für die meisten anderen Säuger zu.

Die Frage, ob bei manchen Formen, die im erwachsenen Zustand eine Rückbildung der Falten zeigen, doch vielleicht embryonal noch eine normale Faltenbildung angelegt ist, wäre einer besonderen Untersuchung wert. Vielleicht würde bei den Proboscidiern diese Frage zu bejahen sein. Bei dem in Abb. 142 gezeigten Embryo sehen wir ein relativ gut angelegtes Staffelmuster, das bei erwachsenen Tieren verändert oder reduziert zu sein scheint.

Alle diese hier aufgeführten Tatsachen sprechen dafür, daß wir es bei den Gaumenfalten mit einem sehr primären und ancestralen Merkmal der Säugetiere zu tun haben.

Funktionelle Bedeutung der Gaumenfalten

Wie schon im speziellen Teil bei Abhandlung der einzelnen Formen von Fall zu Fall angegeben, dürften die Gaumenfalten der Säuger unterschiedliche Funktionen haben. Ganz allgemein stehen sie im Dienst der Nahrungsaufnahme und Verarbeitung im Mundraum. Ihre wichtigste Funktion ist zunächst zweifellos darin zu sehen, daß sie als Widerlager der Zunge dienen und damit zum Festhalten der aufgenommenen Nahrung beitragen. Alkoholpräparate, bei denen eine Härtung oder Fixierung der Weichteile eingetreten ist, zeigen beim Öffnen des Maules besonders in den Fällen, bei denen die Gaumenfalten sehr stark hervortreten, ein deutliches Negativmuster auf der Zunge. Diese Festhaltefunktion dürfte vor allem den vorderen Gaumenfalten zukommen. In der Literatur wird mit Recht darauf hingewiesen, daß bei Neugeborenen die Gaumenfalten ein Festhalten der Zitzen während des Saugens erleichtern. Retzius schreibt „Für viele niedere Säugetiere können sie [die Gaumenfalten] sowohl zum Festhalten der Brustwarzen als auch ganz besonders zum Festhalten der Nahrung dienen" (p. 167). Bezüglich des Festhaltens des Futters und des Abbeißens — oder vielleicht besser des Abreißens — von Gras weist er speziell auf die Huftiere hin, bei denen die Gaumenfalten einen hohen Ausbildungsgrad erlangt haben. Den Insectivoren und anderen seien sie beim Fressen zum Festhalten schlüpfriger Würmer dienlich.

Die einzige mir bekannte genauere Analyse der Vorgänge im Mund bei der Nahrungsaufnahme wurde beim Hauskaninchen gemacht. Ardran, Kemp und Ride (1958) haben mit Hilfe des Röntgenfilms das Kauen und Herunterschlucken der Nahrung untersucht und dabei auch kurz die Funktion der Gaumenfalten aufgezeichnet und dargelegt, auf welche Weise sie während des ersten Arbeitsganges für das Festhalten der Nahrung von Bedeutung sind. Sie schreiben: „When the animal had bitten off a piece of food, if it did not immediately bite again, it usually commenced to make the jaw

movements of the chewing cycle. As the mouth opened the tongue was slightly retracted and the piece of food bitten off (...) resting upon it was carried backwards. As the mouth closed the bite was pressed against the ridges on the hard palate and was held in position as the tongue again moved forwards. From two to four cycles of tongue and jaw movements were usually required to transport the bite from the front of the mouth to the anterior premolar teeth. The dorso-ventral projection showed that the bite was transported backwards over the upper surface of the tongue on the side on which chewing would take place" (p. 263).

Während also besonders die vorderen Falten in Zusammenarbeit mit der Zunge dem Festhalten der Nahrung dienen, dürften die nachfolgenden Falten indirekt bzw. passiv mithelfen, die Nahrung zu den kauenden Zähnen zu befördern. Es sei daran erinnert, daß bei Behandlung der einzelnen Arten immer wieder der konvex nach vorn gebogene Verlauf der hinteren Falten erwähnt wurde. Dies bedeutet, daß die lateralen Teile der Falten aboralwärts gerichtet sind, so daß durch eine entsprechende Bewegung der Zunge die Nahrungsstoffe wie auf einer Leitbahn seitlich zu den Backenzähnen Gewißheit, wenn man z. B. das eigenartige Gaumenfaltenmuster von *Cynocephalus* betrachtet. Besonders die stark ausgeprägten mittleren Falten *ocephalus* betrachtet. Besonders die stark ausgeprägten mittleren Falten sind seitlich steil nach hinten auf die Molarenreihen gerichtet, so daß durch entsprechende Bewegung der Zunge die Nahrung leicht zu den Backenzähnen gelangen kann. Weiterhin sei aber auch darauf hingewiesen, daß besonders die hinteren Falten häufig in der Mitte unterbrochen sind und auch hier die Schenkelstücke nach hinten umbiegen. Es entsteht so eine Mittelrinne, in der zerkleinerte Nahrungsteilchen, wiederum durch entsprechende Bewegung der Zunge, schlundwärts gleiten können. Diese Annahmen sind zwar zunächst nur hypothetisch, dürften aber bei den so häufig in den verschiedenen Ordnungen vorkommenden ähnlichen Faltenmustern einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit haben.

Es gibt darüber hinaus noch ganz spezielle Aufgaben und Funktionen, die die Gaumenfalten zu erfüllen haben. Ihre enorme Entwicklung zu an den Innenseiten ausgefransten, dicht hintereinander stehenden Hornblättern, den sogenannten Barten, bei den Mystacoceti macht sie zu einem wirksamen Filtrier- oder Seihapparat. Die mit dem Wasser im Maul aufgenommenen Planktontiere werden beim Wiederausstoßen des Wassers von den Bartenfransen zurückgehalten und können dann zum Schlund transportiert und verschluckt werden.

Vielleicht können die ausgezackten Ränder der hinteren Gaumenfalten, wie wir sie bei einigen Flughunden, z. B. bei *Eidolon helvum*, antreffen (vgl. Abb. 55), eine ähnliche Ausseihfunktion haben. Wir wissen, daß manche der fruchtfressenden Megachiropteren hauptsächlich nur den Saft der Früchte genießen, die faserigen Fruchtfleischreste aber wieder aus-

spucken. Es wäre daher sehr gut denkbar, daß in den nach vorn gerichteten ausgezackten Faltenrändern die faserigen Nahrungsteile festgehalten werden und nur der wertvolle Fruchtsaft ausfiltriert und zum Schlund befördert wird.

Leche (1887—1898) spricht den Gaumenfalten der Flughunde im Zusammenwirken mit der Zunge auch eine wichtige Rolle bei der Zerkleinerung der Fruchtnahrung zu. Ich glaube jedoch, daß ganz allgemein das Mitwirken der Gaumenfalten bei der Nahrungszerkleinerung sehr unbedeutend ist, zumal doch die meisten Vertreter recht gut entwickelte Backenzähne als Zerkleinerungswerkzeuge besitzen. Eine Ausnahme machen wohl die Sirenen, bei denen wir allerdings nur bedingt von Falten sprechen können. Weber (1928) schreibt: „Die Mundhöhle ist ein langer, schmaler Raum. Er zerfällt bei *Halicore* in einen hinteren palatinalen Teil und in einen vorderen zwischen der abgeknickten symphysialen Fläche der Intermaxillaria und der entsprechenden Abdachung des symphysialen Teiles des Unterkiefers. Beide kehren einander rauhe, hornige Reibeplatten zu. Diese Hornplatten, die einzigen Triturationsorgane, worüber die zahnlose *Rhytina* verfügte, unterstützen das Erfassen und Zerreiben der Nahrung, die bei *Rhytina* ausschließlich aus Algen bestand" (p. 489).

Sicherlich kommt auch den im hinteren Gaumenteil von *Tachyglossus* dicht hintereinander stehenden Höckerreihen, denen entsprechende Hornzähnchen auf der Zunge entgegenstehen, eine Funktion bei der Zerkleinerung der als Nahrung aufgenommenen Termiten oder anderer Insekten zu.

Eine besondere Funktion der Gaumenfalten können wir ganz allgemein bei den sehr einseitig auf Termiten und Ameisen spezialisierten, teilweise zahnlosen Vertretern unter den Säugetieren annehmen. Hierher gehören die eben erwähnten Tachyglossiden, ferner die Myrmecophagiden und Maniden. Bei ihnen haben die etwas rückgebildeten Gaumenfalten eine scharfe aboralwärts gerichtete Oberkante. Wie schon im speziellen Teil erwähnt, dürften sie als „Zungenkratzer" dienen, um die mit der klebrigen Zunge aufgenommenen Insekten abzustreifen. Gleiche Funktion dürften die Falten bei *Priodontes* und *Orycteropus* haben. Hier haben wir also Beispiele von Parallelentwicklungen in Anpassung an gleiche Ernährungsweise bei Formen, die verwandtschaftlich nichts miteinander zu tun haben und zu verschiedenen Ordnungen gehören.

In diesem Zusammenhang sei auf eine weitere mögliche Faltenfunktion hingewiesen, die von Ellenberger und Baum (1974) unter Hinweis auf die Angaben von Lafond erwähnt wird: „Durch fortgesetztes Abreiben des Zungenbelages sollen sie zu einer besseren Entfaltung des Tast- und Geschmackssinnes der Zunge beitragen" (p. 359). Es ist dies eine Annahme, die sehr plausibel erscheint, und zwar im Hinblick auf die hohe Bedeutung, die den auf der Zunge verteilten Tast- und Geschmackspapillen bei der Aufnahme und Auswahl der Nahrung zukommt. Bei der oft starken Speichel-

absonderung wird die ständige Reinigung der Zunge durch Abschaben des Speichels — oder sonstigen Belages — unter diesem Blickwinkel sehr wichtig sein.

Wir hatten schon bei Behandlung der einzelnen Säugetierformen darauf hingewiesen, daß es innerhalb einiger Ordnungen zu einer Reduzierung der Gaumenfalten bis zum völligen Verschwinden kommt, und zwar im Zuge der schwindenden Funktion. Dabei ist bemerkenswert, daß gewöhnlich als erstes die hinteren Falten reduziert werden, dagegen die vordersten, meist sehr derb und kräftig entwickelten am längsten erhalten bleiben. Dies tritt beispielsweise bei den in Betracht kommenden Nagern deutlich in Erscheinung und macht sich bemerkbar z. B. bei Hystricomorphen und Caviomorphen. Ebenso und noch deutlicher sehen wir diese Entwicklungsrichtung bei den Primaten, bei denen wir gewissermaßen eine fortlaufende Entwicklungsreihe von stark hervortretenden und den ganzen Bereich des harten Gaumens ausfüllenden Falten bis zu den nur noch im vorderen Gaumenteil auftretenden flachen unsymmetrischen Faltenaufwölbungen erkennen können, denen wir, wie z. B. beim Menschen, keinerlei funktionelle Bedeutung mehr beimessen können. Das völlige Fehlen von Falten bei Delphinen, das zweifellos als sekundär anzusehen ist, dürfte damit zusammenhängen, daß, wie bereits erwähnt, die zahlreichen Zähne die Funktion des Festhaltens der schlüpfrigen, unzerkleinert verschlungenen Beute übernommen haben.

Abgesehen von den genannten Beispielen für funktionell bedingte Veränderungen fällt jedoch sehr häufig auf, daß das Faltenmuster ein sehr konservatives Verhalten zeigt und auch bei unterschiedlicher Ernährung weitgehend erhalten bleibt. *Abänderungen verlangen zweifellos lange Zeiträume.*

Die als wesentlich anzusehende Funktion der Falten, das Festhalten der Nahrung im Zusammenwirken mit der Zunge, finden wir gleichermaßen bei Vertretern mit tierischer, pflanzlicher oder omnivorer Ernährungsweise. Unter den Beutlern z. B. kennen wir alle 3 Kategorien der Nahrungsspezialisierung, ohne daß wir entsprechende besondere Anpassungen des Faltenmusters erkennen können. Bei den Nagern haben wir es zwar meist mit Pflanzenfressern, daneben aber auch mit Omnivoren (Sciuriden) oder in hohem Maße mit Insectivoren zu tun. Trotzdem kann man von einer speziellen Anpassung des Gaumenfaltenmusters nicht sprechen. Gewiß ist es auffallend, daß z. B. zwei afrikanische Muridengattungen, *Lophuromys* und *Deomys,* hauptsächlich animalische Kost zu sich nehmen und im Gegensatz zu vielen anderen Muriden, soweit bisher bekannt, nur 4 oder 3 statt 5 intermolare Falten haben; jedoch ist kaum zu verstehen, daß diese Verminderung der Faltenzahl irgendeine funktionelle Bedeutung bei der Aufnahme z. B. von Insekten gegenüber der von pflanzlichen Stoffen haben könnte.

Umgekehrt finden wir aber bei Flughunden, die zumeist Fruchtfresser sind, ein z. T. recht unterschiedliches Muster, wenn man z. B. einen *Rousettus*

oder *Pteropus* mit einem *Epomops* oder *Epomophorus* vergleicht. Auf der anderen Seite haben sich die Desmodontiden unter den Microchiropteren einseitig und ausschließlich auf Blutnahrung spezialisiert und ein hochangepaßtes Gebiß entwickelt; trotzdem haben sie Gaumenfalten, die doch kaum noch eine funktionelle Bedeutung haben dürften, es sei denn, man würde annehmen, daß sie im Verein mit einer entsprechenden Zungenbewegung das Blut zum Schlund leiten. Die Macroglossiden unter den Megachiropteren und die Glossophagiden unter den Microchiropteren nehmen hauptsächlich Blütennektar auf, also ebenfalls eine flüssige Nahrung. Auch bei ihnen ist die Bedeutung der noch ebenso gut wie bei den Nichtblütenbesuchern vorhandenen Gaumenfalten schwer zu verstehen. Vielleicht dienen auch sie zum Abstreifen des aufgenommenen Nektars von der Zungenspitze.

Viele Beispiele und Gegebenheiten deuten also darauf hin, daß die Gaumenfalten ein sehr konservatives morphologisches Merkmal darstellen, das auch bei fehlender Funktion und damit fehlender Selektion lange erhalten bleibt, und daß Rückbildungserscheinungen nur sehr langsam vor sich gehen und sich über lange geologische Zeiträume erstrecken. Für solche allmählich fortschreitenden Reduktionen im Zuge der Höherentwicklung innerhalb einer Ordnung haben wir einige schöne Beispiele. Wie die Gaumenabbildungen zeigen, finden wir bei den Prosimiern noch ein sehr regelmäßiges und gut profiliertes, den ganzen harten Gaumen bedeckendes Faltenmuster, bestehend aus 7 bis 9 Falten. Die Rückbildung beginnt dann innerhalb der Simiae mit einer weniger starken Profilierung der hinteren Falten, ihrem langsamen Verschwinden und mit einem asymmetrischen Verlauf mit Verzweigen und Auseinanderbrechen der Falten bis zu einem Stadium, bei dem dann auch die vorderen Falten, wie beispielsweise bei den Menschenaffen und beim Menschen, nur noch als unregelmäßige flache Erhebungen in Erscheinung treten und keinerlei Funktion mehr besitzen. Auch unter den Rodentiern haben wir zahlreiche ähnliche Beispiele des Verschwindens der intermolaren Falten, denken wir z. B. an die Anomaluriden, Ctenodactyliden und Castoriden. Ganz besonders deutlich wird die Rückbildung bei den südamerikanischen Caviomorphen. Recht gut entwickelt ist das Rodentiermuster noch bei den Octodontidae und Dasyproctidae. Ganz ungewöhnlich ist die hohe Faltenzahl bei *Kannabateomys*. Dagegen zeigt die zur gleichen Familie gehörende Gattung *Echimys* eine starke Rückbildung der intermolaren Falten. Ähnlichen Rückbildungsprozeß finden wir bei *Myocastor*. Und schließlich haben wir bei Caviidae und Hydrochoeridae Beispiele für völliges Fehlen von Falten. Es ist hier schwer zu entscheiden, ob dieses Fehlen mit anderen morphologischen Besonderheiten in Zusammenhang steht, etwa mit dem starken Konvergieren der Backenzahnreihen nach vorn, wodurch die vordere Gaumenpartie von der hinteren gewissermaßen abgetrennt wird, oder mit der tiefen Aufwölbung des intermolaren Teils des harten Gaumens.

Ein völliges Fehlen der Falten finden wir, soweit bisher an Delphinarten untersucht werden konnte, bei der Unterordnung der Odontoceti. Hier ist der Epithelbelag des harten Gaumens völlig faltenfrei. Zum Ergreifen und Festhalten der Beute genügen offenbar die zahlreichen spitzen Zähne; ferner wird die Nahrung unzerkleinert verschlungen. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß die meisten Robben, die die aufgenommenen Nahrungstiere, meist Fische, ebenfalls als Ganzes verschlingen, noch Gaumenfalten, wenn auch stark rückgebildete, erkennen lassen, obwohl diese beim Nahrungserwerb keine Funktion mehr haben dürften. Aber auch innerhalb der Pinnipedier ist es zu völligem Faltenverlust gekommen, wie z. B. der Seeleopard, *Hydrurga leptonyx*, zeigt.

Typeneinteilung der Gaumenfaltenmuster und deren Bedeutung für stammesgeschichtliche Untersuchungen

Im Schrifttum ist bereits mehrfach darauf hingewiesen worden, daß die Gaumenfalten bei stammesgeschichtlichen Untersuchungen ein wertvolles Merkmal sein können. So schreibt Retzius (1906) am Schluß seiner Abhandlung über die Gaumenfalten: „Für die Eruierung der Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere können sie sicherlich weit mehr genutzt werden als bisher geschehen ist, und ganz besonders für die Systematik innerhalb gewisser Ordnungen und Familien, ... Eine planmäßig fortgesetzte, eingehende und umfassende Arbeit in dieser Richtung würde sich für die Systematik der Säugetiere in mancher Hinsicht lohnen" (p. 167). Auch Schultz (1949) weist bei seiner Bearbeitung der Gaumenfaltenmuster der Primaten auf den bei der Evolution von primitiveren zu hochstehenden Formen zu beobachtenden Entwicklungstrend der Gaumenfalten hin. Als wichtiges zusätzliches morphologisches Merkmal werden die Gaumenfalten — und zwar seit langem — bei der systematischen Einteilung der Megachiropteren verwendet.

Die von mir im speziellen Teil gegebenen Beschreibungen der Rugae palatinae beziehen sich auf rund 530 Säugetierarten, die 117 Familien angehören und sämtliche Ordnungen vertreten. Mit Hilfe dieses reichen Materials ist es nunmehr möglich, einen Gesamtüberblick zu geben und die Gaumenfaltenmuster zu vergleichen und einzuordnen, und zwar im Hinblick auf die verwandtschaftlichen und mithin stammesgeschichtlichen Beziehungen der Formen und Gruppen zueinander. Ohne die Bedeutung der Gaumenfalten überschätzen zu wollen, wird sich dabei zeigen, daß die vorliegenden Ergebnisse in großen Zügen den Vorstellungen von den verwandtschaftlichen Beziehungen entsprechen, die die bisherigen Untersuchungen an rezentem und fossilem Material erbracht haben. Wir haben uns dabei im wesentlichen an die von Thenius (1969) gemachten Ausführungen gehalten und die von ihm erarbeiteten und vorgeschlagenen stammesgeschichtlichen Entwicklungsschemata verglichen. Vielleicht können die

gewonnenen Ergebnisse Anstoß zu weiteren Überlegungen geben. Es sei jedoch jetzt schon darauf hingewiesen, daß manche Fragen, die bei Untersuchungen der Gaumenfalten auftreten, unbeantwortet bleiben müssen und manche Schlußfolgerungen zunächst nur hypothetischer Natur sein können.

Für die Ordnungen sind in Tabelle 3 und 4 noch einmal die bereits im speziellen Teil erwähnten beiden Grundtypen bzw. Grundbaupläne des Gaumenfaltenmusters eingetragen: Primärtyp und Staffeltyp. Bei beiden kann es zu Differenzierungen, Reduzierungen und sogar völligem Verschwinden der Gaumenfalten kommen. Sehen wir einmal von dem letztgenannten Fall ab, so stellen wir fest, daß innerhalb der Ordnungen der gleiche Grundbauplan anzutreffen ist, der jedoch bei einzelnen Familien und z. T. auch innerhalb der Familien gewisse Differenzierungen zeigen kann.

Tabelle 3: Primärtyp des Gaumenfaltenmusters

Ordnungen	Berücksichtigte Anzahl der Familien	Berücksichtigte Anzahl der Arten *)	Form des Primärtyps
Monotremata	2	2	differenziert
Marsupialia	9	34	einfach
„Insectivora"	8	28	einfach und differenziert
Tupaiiformes	1	1	einfach
Primates	12	44	einfach über differenziert bis reduziert
Chiroptera	18	155	differenziert
Dermoptera	1	1	stark differenziert
Edentata	3	10	einfach, differenziert und reduziert
Pholidota	1	2	differenziert
Rodentia	29	161	differenziert, teilweise mit Tendenz zur Rückbildung bis zum völligen Verschwinden
Carnivora	11	46	einfach und differenziert

*) teils selbst untersucht, teils aus Literatur entnommen

Tabelle 4: Staffeltyp des Gaumenfaltenmusters

Ordnungen	Berücksichtigte Anzahl der Familien	Berücksichtigte Anzahl der Arten *)	Form des Staffeltyps
Lagomorpha	2	7	differenziert
Tubulidentata	1	1	differenziert
Sirenia	2	2	stark differenziert oder rückgebildet
Proboscidea	1	2	rückgebildet
Hyracoidea	1	1	einfach
Perissodactyla	3	5	einfach
Artiodactyla	7	26	einfach
Cetacea	5	5	einerseits stark differenziert, andererseits völlig fehlend

*) teils selbst untersucht, teils aus der Literatur entnommen

Primärtyp

Für die Monotremen als Vertreter der Prototheria ist anzunehmen, daß sie mindestens seit dem Jura aus einer Stammgruppe der Säugetiere hervorgegangen sind, ihre Eigenentwicklung durchgemacht und keine direkte Verbindung mit den Meta- und Eutheria gehabt haben. Die wenigen Vertreter der zwei rezenten Familien haben sich so hoch differenziert, daß auch das Gaumenfaltenmuster nicht mehr den einfachen primären Typ ohne weiteres erkennen läßt. Am ehesten wäre dies noch bei *Ornithorhynchus* der Fall. Bei *Tachyglossus* können wir von einem differenzierten Primärtyp sprechen. Mit den gezähnelten Faltenreihen tritt bei ihnen sehr stark die Funktion in den Vordergrund, die, wie früher bereits erwähnt, zweifellos darin bestehen dürfte, daß die von der klebrigen Zunge aufgenommenen Insekten abgestreift und vielleicht auch unter Mitwirkung der Zunge im hinteren Gaumenbereich zerkleinert werden.

Erst bei den Meta- und Eutheria, die sich aus der gemeinsamen Wurzel, den Pantotheria, im Verlauf der Kreidezeit auseinanderdifferenziert haben, treffen wir Vertreter mit einem Gaumenfaltenmuster, daß wir als sehr ursprünglich ansehen können. Bei den Vertretern der Unterklasse der Metatheria, den Marsupialiern, finden wir einen undifferenzierten Primärtyp, bei dem die Falten ungeteilt über den ganzen Gaumen verlaufen. Dies gilt für die Angehörigen aller Familien. Die anzunehmende Ausgangszahl, wie wir sie z. B. bei den zu den primitivsten Vertretern gehörenden Didelphiden finden, beträgt 8—9. Die Falten sind oft, und

zwar besonders im vorderen Gaumenteil, leicht konvex nach vorn gebogen. Bisweilen finden sich noch kurze zwischengelagerte Faltenstückchen (vgl. Sonntag), deren Auftreten und Anzahl jedoch variiert. Es ist in diesem Fall schwer zu entscheiden, ob es sich dabei um eine Tendenz zur Vermehrung der Falten handelt und ob man die Bruchstücke überhaupt als Falten mitzuzählen hat. Diese Frage stellt sich auch bei den Caenolestiden, die wir ebenfalls als sehr primitiv ansehen müssen. Von den übrigen Familien der Marsupialier fallen *Myrmecobius* und *Parameles* durch erhöhte Faltenzahl auf. Es sind Tiere mit relativ spitzem, verlängertem Schnauzenteil. Daher ist nicht auszuschließen, daß beides, hohe Faltenzahl und Schnauzenverlängerung, in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Diese Annahme ist jedoch nicht zwingend, denn wir kennen auch Beispiele, bei denen Langschnäuzigkeit keineswegs von Erhöhung der Faltenzahl begleitet ist, sondern daß es in Anpassung an die veränderten Proportionen lediglich zu einer Vergrößerung der Zwischenräume zwischen den Falten kommt. Dies kann man aber kaum als eine Veränderung des Gaumenfaltenmusters ansehen. Eine Verringerung der Faltenzahl ist bei *Notoryctes* festzustellen, bei dem nur 6—7 Falten ausgebildet sind (vgl. dazu auch *Chrysochloris)*. Auch hier muß offenbleiben, ob diese Entwicklung mit der relativen Kürze des Schnauzenteiles in Verbindung steht. Hingegen finden wir bei den Macropodiden wieder 8—9 Falten.

Es ist bemerkenswert, daß trotz der unterschiedlichen Ernährungsweise der Grundbauplan des Gaumenfaltenmusters bei allen Vertretern der Beutler, wie bereits erwähnt, gewahrt bleibt, während doch bekanntlich das Gebiß und andere morphologische Merkmale typische Anpassungen an unterschiedliche Ernährungsweisen zeigen. Wir können also das Gaumenfaltenmuster der Marsupialier ganz allgemein als sehr ursprünglich bezeichnen.

Einen relativ einfachen Primärtyp des Gaumenfaltenmusters stellen wir unter den Placentaliern — als Vertretern der Eutheria, die letztlich auf kreidezeitliche Protoinsectivora zurückgehen — auch bei den Insectivora fest. Sofern wir die von Thenius angewandte Aufteilung in 3 Ordnungen anerkennen, finden wir diesen einfachen Primärtyp am deutlichsten bei den einseitig spezialisierten, aber doch sehr primitiven Zalambdodonta mit den Familien Centetidae, Solenodontidae, Potamogalidae und Chrysochloridae. Die Falten verlaufen, wie bei den Marsupialiern, von vorn bis hinten quer über den harten Gaumen, und zwar meist in einem leicht konvex nach vorn gerichteten Bogen. Eine gewisse Differenzierung kann bei manchen Vertretern der Insectivora (mit den Familien Erinaceidae, Talpidae und Soricidae) eintreten und besonders bei den Macroscelididae. Es beginnt mit einer leichten medianen Eindellung der aboralen Falten (z. B. *Potogymnura)* oder auch mit einem scharfen Knick (z. B. *Sorex)*. Dieser kann zur Trennung in zwei seitliche Schenkel und zur Bildung einer

Art Mittelrinne führen (z. B. *Hemiechinus*, Macroscelididae). Solche Bildungen könnte man dann schon als einen mehr differenzierten Primärtyp bezeichnen.

Die Anzahl der Falten beträgt bei Insectivoren im allgemeinen 8—9. Reduktionserscheinungen machen sich bei den kurzschnäuzigen Chrysochloriden bemerkbar, indem die hintersten Falten nur unvollständig entwickelt oder in Teilstücke aufgelöst sind. Wir hätten hier eine Parallelentwicklung zu *Notoryctes*. Zu erwähnen ist, daß die Langschnäuzigkeit mancher Tenrecidae, z. B. des Streifentanreks *(Hemicentetes)*, keineswegs eine Vermehrung der Falten mit sich bringt, sondern daß diese Art sogar nur 7 Falten aufweist. Beim sehr langschnäuzigen *Tenrec ecaudatus* dagegen zählen wir 8 stark ausgeprägte Falten und zwischen einigen die deutliche Anlage zu zusätzlichen Falten. Hier könnte eine Tendenz zur Faltenvermehrung angenommen werden und vielleicht wieder in ursächlichem Zusammenhang mit der Schnauzenverlängerung stehen, eine Entwicklung, die jedoch z. B. bei *Solenodon* und *Potogymnura*, die ebenfalls einen langgestreckten Gesichtsschädel haben, nicht erfolgt ist. Es stehen hier also offene Fragen an, die zunächst noch unbeantwortet bleiben müssen.

Die Tupaiiformes, die wir hier mit Thenius als eigene Ordnung ansehen, haben ein Gaumenfaltenmuster vom reinen und einfachsten Primärtyp. Es besteht aus 7 nicht unterbrochenen Falten.

Bei den Primaten finden wir ganz allgemein im großen gesehen mit der zunehmenden Höherentwicklung eine zunehmende Rückbildung der Gaumenfalten, die mit völliger Funktionslosigkeit endet. Auf diese Tendenz hat vor allem Schultz (1949, 1958), dem wir hier weitgehend folgen, hingewiesen und sie an zahlreichen Beispielen erläutert. Meine eigenen Untersuchungen bestätigen diese Entwicklungsrichtung. Die Prosimier haben noch weitgehend den einfachen Primärtyp erhalten. Gewöhnlich stehen die 7—8 Falten sehr symmetrisch und reichen bis zum Ende des harten Gaumens. Die individuelle Variation ist gering. Sehr einfach und primär ist das Faltenmuster bei *Galago*. Bei manchen Arten zeichnet sich durch Teilung in zwei seitliche Schenkel und Bildung einer Mittelrinne eine gewisse Differenzierung ab, wie wir sie schon bei den Insectivoren kennengelernt haben. Dies trifft z. B. bei den orientalischen Lorisidae und bei den madagassischen Lemuridae zu. Die Tendenz zur Vermehrung der Falten findet sich bei *Tarsius*, indem zwischen die etwa 7—8 durchgehenden Hauptfalten kleine Faltenstücke seitlich oder in der Mitte eingelagert sind. Ihre Zahl, Anordnung und Ausbildung ist sehr variabel. Wir können bei *Tarsius* von einem differenzierten Primärtyp sprechen, was für eine lange Isolierung und selbständige Entwicklung spricht.

Bei den Neuweltaffen ist eine stärkere Variation bezüglich der Anzahl der Falten festzustellen. Bei den Callithricidae bewegt sie sich zwischen

5—6, bei einigen Cebidae beträgt sie 7. Eine Faltenvermehrung auf 8—9 und gleichzeitig eine zunehmende Asymmetrie und größere individuelle Variation zeigt die Gattung *Cebus*. Dasselbe gilt für *Alouatta* und *Ateles*, von denen die erstgenannte Art mit bis zu 11 Falten die höchste Zahl unter den untersuchten Neuweltaffen entwickelt hat; gleichzeitig aber macht sich auch hier eine sehr starke Asymmetrie durch Auseinanderfallen oder Verschmelzen von Falten bemerkbar.

Ähnliche Entwicklungstendenzen finden wir bei den altweltlichen Cercopitheciden und Colobiden. Die Faltenzahl bewegt sich bei den einzelnen Arten meist zwischen 7—10, beträgt jedoch in Einzelfällen nur 6 (z. B. *Cercopithecus mona)* oder bis zu 11 (z. B. *Papio papio)*. Während bei den meisten Arten ein regelmäßiges Faltenmuster vorherrscht, finden wir bei den Colobiden wieder die Tendenz zu einem stärkeren asymmetrischen Verlauf und zu irregulären Faltenbildungen, außerdem zu einem stärkeren Zurückweichen der hinteren Falten vom Gaumenabschluß. Diese Entwicklung zur Asymmetrie, Irregularität und Reduktion der hinteren Falten geht dann bei den Hominoidea weiter und führt schließlich zu einem starken Variieren und einer Reduzierung, wie wir sie z. B. beim Menschen finden. Hinzu kommt eine Abflachung der Falten, die damit ihre Funktion mehr und mehr verlieren. Das die Gaumenfalten betreffende genetische Gefüge ist zerbrochen. Da die Abzweigung der Pongiden und Hominiden erst im Jungtertiär erfolgte und die Entwicklung zur Funktionslosigkeit eintrat, war die Zeit offenbar zu kurz, um das völlige Verschwinden dieses so ancestralen und konservativen Merkmals zu ermöglichen.

Wir finden also bei den Primaten den Primärtyp mit allen Übergängen von einfacher Ausbildung über unterschiedliche Differenzierungen bis zur Faltenrückbildung mit völliger Funktionslosigkeit. Wie schon bei anderen Säugerordnungen erwähnt, ist nach Schultz anzunehmen, daß während der prä- und postnatalen Entwicklung keine Faltenveränderungen mehr vorkommen.

Überaus mannigfaltig differenziert, sowohl hinsichtlich der Zahl als auch der Form, ist das Gaumenfaltenmuster bei den Chiropteren. Es ist bei ihnen eine sehr frühe, bereits im Alttertiär oder in der Oberkreide erfolgte Abzweigung vom Insectivorenstamm anzunehmen. Nachdem sich bei ihnen — zweifellos in relativ kurzer Zeit — das aktive Flugvermögen ausgebildet hatte, standen als leere Nische der nächtliche Luftraum und unendlich mannigfache Ernährungsmöglichkeiten zur Verfügung. Dies hat nicht nur zu einer frühen Aufspaltung in zwei Unterordnungen, sondern auch innerhalb dieser zu einer Differenzierung in viele unterschiedliche Formen (Familien) geführt, so daß die Chiropteren die zweitstärkste Säugetierordnung darstellen. Nur so dürfte die Mannigfaltigkeit der Gaumenfaltenbildung, wie wir sie im speziellen Teil festgestellt haben, verständ-

lich werden. Die Aufgliederung in Familien dürfte in sehr früher geologischer Zeit (Alttertiär) erfolgt sein.

Bei den meisten Microchiropteren kommt das Gaumenfaltenmuster dem ursprünglichen Primärtyp nahe, zeigt aber insofern einen gewissen Grad der Differenzierung, als die Faltenzahl bei den meisten Formen relativ gering ist. Am häufigsten finden wir — abgesehen von noch zu besprechenden Ausnahmen — 7, gelegentlich auch 6—5, selten 8 Falten. Zu erwähnen ist ferner, daß die hinteren Falten oft in der Mitte unterbrochen sind und damit eine Rinne — für den Abfluß der Nahrung zum Schlund — gebildet wird; bei einigen Formen mit hoher Faltenzahl (z. B. *Molossus, Lyroderma)* sind sogar sämtliche Falten unterbrochen. Bei *Hipposideros* mit 8—9 Falten dagegen sind diese durchgehend.

Es sei hier noch auf einige besonders auffallende Unterschiede im Gaumenfaltenmuster bei einigen Familien der Microchiropteren hingewiesen, die zu taxonomischen Überlegungen und Revisionen Anlaß geben könnten. Bei Rhinopomatiden und Emballonuriden ist die Faltenzahl auf 5—7 beschränkt; ferner ist die mediane Unterbrechung der hinteren Falten charakteristisch. Einem engeren Zusammenschluß beider Familien zu der Überfamilie Emballonuroidea dürfte nichts im Wege stehen. Jedoch habe ich Bedenken, die Noctilioniden in diese Überfamilie miteinzubeziehen, denn ihre beiden Vertreter zeichnen sich durch eine hohe Zahl (12) von durchgehenden Falten aus. Diese Unterschiede zeugen für eine sehr lange Selbständigkeit und Sonderentwicklung. Eine der beiden Arten, *Noctilio leporinus,* ist dafür bekannt, daß sie Fische fängt. Jedoch wäre es völlig abwegig, anzunehmen, daß sich die hohe Faltenzahl in Anpassung an das Fangen von Fischen entwickelt hätte; vielleicht ist es umgekehrt: Die hohe Faltenzahl ermöglicht es ihm, die schlüpfrige Beute aufzunehmen und durch Gegendruck der Zunge an den Gaumen festzuhalten und langsam zu verzehren. Die kleinere Art hat ebenfalls 12 Falten, frißt jedoch keine Fische.

Die nur aus einer Gattung bestehende Familie der Nycteriden bildet eine in sich auch hinsichtlich des Gaumenfaltenmusters gut geschlossene Gruppe. Wiederum aber erheben sich Bedenken, sie mit den Megadermatiden zur Überfamilie der Megadermatoidea zu vereinigen, denn auch die Megadermatiden haben einen durch besonders hohe Faltenzahl ausgezeichneten Gaumen. Bemerkenswerterweise ist unter ihnen mindestens eine Art Wirbeltierfresser, nämlich *Lyroderma lyra* aus Indien. Sie hat von den 5 jeweils zu einer besonderen Gattung gestellten Art mit 15—16 Gaumenfalten die höchste Anzahl. Wie bei *Noctilio* können wir annehmen, daß die hohe Zahl die primäre Erscheinung ist und die Gewöhnung an Wirbeltiernahrung die sekundäre Folge war. Sicherlich zeugen auch hier die unterschiedlichen Faltenmuster für eine sehr alte Eigenentwicklung.

Sehr einheitlich ist das Muster bei der nur eine Gattung enthaltenden Familie der Rhinolophiden. Das gleiche gilt für die bisher allerdings nur in wenigen Arten untersuchten Phyllostomiden und vor allem für die große Familie der Vespertilioniden. Hingegen haben wir bei den untersuchten Molossiden zwei unterschiedliche Gruppen gefunden: Bei *Tadarida* haben wir bei den afrikanischen und asiatischen Vertretern 6, bei den untersuchten australischen 5 und bei den 2 neuweltlichen 5 und 6 Falten, also ganz allgemein eine geringe Zahl. Dagegen haben *Otomops* von Afrika 8 und *Molossus* und *Eumops* von Amerika 9 Falten. Hier ist also innerhalb der Familie ein Unterschied in der Faltenzahl festzustellen.

Sehr verschieden von den Microchiropteren ist das Faltenmuster der Megachiropteren. Dies bestätigt die Annahme einer sicherlich schon im Alttertiär erfolgte Trennung der beiden Unterordnungen. Der älteste Fossilfund, *Archaeopteropus,* stammt aus dem Alt-Oligozän. Bemerkenswert ist, daß das Gaumenfaltenmuster bei den Megachiropteren bis weit in den postdentalen Bereich des harten Gaumens reicht. Aber auch innerhalb der Familien selbst finden wir wieder erhebliche Unterschiede. Dies trifft vor allem für die Pteropidae zu, die ich von den Macroglossidae und Harpyionycteridae abgetrennt habe. Sehr undifferenziert und als einfaches Primärmuster ist das von *Plerotes* zu bezeichnen, das aus 8 durchgehenden, schwach konvex nach vorn gerichteten Falten besteht. Wesentlich differenzierter ist das Muster bei *Eidolon, Rousettus* und *Myonycteris.* Die Angehörigen der großen Gattung *Pteropus* haben ein im Prinzip übereinstimmendes Muster, das durch starke Vermehrung der Faltenzahl auffällt. Entsprechend schwankt aber auch dann innerhalb der Gattungen die Anzahl der Falten, und man kann einige Untergruppen unterscheiden (vgl. Andersen 1912). Bei einer notwendigen neuen monographischen Bearbeitung der Gattung *Pteropus* mit dem Ziel der klaren Abgrenzung von Rassenkreisen sollte daher das unterschiedliche Faltenmuster noch mehr als bisher als nützliches Unterscheidungsmerkmal herangezogen werden.

Sehr erhebliche Unterschiede im Faltenmuster finden sich innerhalb der Epomophorinae, die wiederum für lange Trennung und isolierte Entwicklung einzelner Gattungen sprechen, wie z. B. *Scotonycteris, Nanonycteris* und *Epomophorus. Scotonycteris ophiodon* ist mit seinen vielen dünnen, stark variierenden Falten im hinteren Gaumenbereich ein schönes Beispiel für die Tatsache „Je höher die Faltenzahl, um so höher auch die individuelle Variation". Sehr isoliert hinsichtlich des Gaumenfaltenmusters steht die Gattung *Micropteropus.* Das Muster der Macroglossiden ist im allgemeinen dem *Rousettus*-Muster sehr ähnlich. Es ist bemerkenswert, daß der afrikanische *Megaloglossus* und der orientalische *Eonycteris* ein recht ähnliches, und zwar aufgrund der Unterbrechung der 2 oder 3 vorletzten Falten ein etwas differenziertes Primärmuster haben, dagegen der ebenfalls orientalische *Macroglossus* durch Einfachheit des Musters auffällt.

Sehr singulär ist das Faltenmuster bei den Dermoptera, die sich wahrscheinlich bereits in der jüngeren Kreide von ihren insectivoren Vorfahren abgezweigt haben. Zwar kann man auch hier durchaus noch von einem Primärtyp sprechen, der sich jedoch hinsichtlich der Faltenform sehr stark differenziert hat. Wir zählen 9 Falten. Während bei vielen anderen Säugern gerade die vorderen Falten derb und profiliert hervortreten, sind sie hier sehr dünn; sie verlaufen konvex nach vorn gebogen. Die mittleren Falten dagegen treten stark hervor und dürften, da ihre Schenkel in der Mitte steil ansteigen und seitlich steil nach hinten verlaufen, gewissermaßen als Leitplanken gedeutet werden, zwischen denen die Nahrung zu den Backenzähnen gleiten kann. Dieses stark differenzierte Muster bestätigt die Annahme einer sehr frühzeitigen isolierten Entwicklung. Eine gewisse Ähnlichkeit könnte man vielleicht beim Vergleich mit dem Muster der Ursiden erkennen, jedoch handelt es sich hierbei natürlich um eine reine Parallelentwicklung.

Innerhalb der Ordnung der Xenarthra finden wir bei den 3 heute noch lebenden, sehr extrem auseinanderentwickelten Familien auch ein sehr unterschiedliches Faltenmuster. Das sehr profiliert hervortretende Muster der Gürteltiere entspricht noch weitgehend dem Primärtyp, wie wir ihn bei Marsupialiern und Insectivoren kennengelernt haben. Bei den Myrmecophagiden haben sich die Falten offenbar in Anpassung an die Nahrungsspezialisierung zu dünnen angewinkelten Leisten entwickelt, an denen die Zunge die aufgenommene Nahrung abstreifen kann („Zungenkratzer"). Wir werden hier wieder von einem sehr differenzierten Muster sprechen. Bei der 3. Familie, den Bradypodidae, sind nur noch unregelmäßige, auf die seitlichen Gaumenflächen verteilte Faltenbruchstücke zu erkennen. Dieses Muster dürften wir als rudimentären Primärtyp bezeichnen, und den Falten wird kaum noch eine funktionelle Bedeutung zukommen. Diese Unterschiede im Faltenmuster bestätigen nicht nur die Annahme einer sehr frühen, in der jüngsten Kreide erfolgten Abzweigung der Xenarthra von den Insektenfressern, sondern sprechen auch für die frühzeitige Aufspaltung innerhalb der Ordnung.

Die mit den Xenarthra zwar nicht verwandten, aber in ihrer spezialisierten Lebensweise mit den Myrmecophagiden übereinstimmenden Pholidota zeigen den gleichen spezialisierten Primärtyp des Gaumenfaltenmusters wie diese. Hier haben wir wieder den seltenen Fall einer Konvergenzentwicklung in Anpassung an die gleiche Ernährungsweise (vgl. auch *Orycteropus* und *Tachyglossus).*

Die Rodentia leiten sich von der alttertiären Stammfamilie der Paramyidae ab, die ihrerseits auf Insectivora der jüngsten Kreidezeit zurückgehen. Ganz allgemein müssen wir ihr Gaumenfaltenmuster zum Primärtyp rechnen. Jedoch ist bei ihnen durch den zahnfreien Raum, das Diastema, eine Unterteilung des Gaumens und damit auch der Gaumen-

falten gegeben, indem wir letztere in antemolare und intermolare Falten aufteilen. Meist sind diese beiden Formen in morphologischer und auch funktioneller Hinsicht verschieden. Wir können daher auf Grund dieser Gegebenheiten wieder von einem differenzierten Primärtyp sprechen. Ich möchte annehmen, und vieles deutet darauf hin, daß das Faltenmuster, wie wir es in ausgeprägter Weise bei den Sciuriden, Geomyiden und Heteromyiden, aber auch bei den Cricetiden, Arvicoliden und Muriden kennengelernt haben (vgl. Tabelle 1 und 2), dem ursprünglichen Rodentier-Muster entspricht, auch wenn die starke Radiation der Sciuriden und Muriden sicher erst in jüngster geologischer Zeit stattgefunden hat. Dieses Muster hat bei einigen sicher schon im Alttertiär isolierten Formen (z. B. Aplotontidae, Ctenodactylidae, Castoridae, Pedetidae) erhebliche Veränderungen erfahren, vor allem in Richtung auf eine Reduktion. Ähnliche Rückbildung der intermolaren Falten finden wir aber auch bei Spalacidae und bei Caviomorpha. Bei einigen Familien haben diese Rückbildungen bis zum völligen Verschwinden, und zwar zunächst der intermolaren, dann auch der antemolaren Falten geführt.

Sehen wir von diesen später noch zu erwähnenden Ausnahmen ab, so haben wir sehr oft 2—3 derbe, durchgehende antemolare und eine Reihe von meist schwächeren und in der Mitte unterbrochenen intermolaren Falten. Im speziellen Teil haben wir feststellen können, daß bei Muriden am häufigsten die Faltenformel 2 — 5 = 7 auftritt. Auch bei Cricetiden, Arvicoliden und ferner bei den Sciuriden ist sie nicht selten. Während die Zahl der antemolaren Falten in den meisten Fällen mit 2 oder auch 3 konstant bleibt, kann bei den einzelnen Gattungen, z. T. auch innerhalb der Gattungen, sich die Zahl der intermolaren Falten verändern. Sie kann geringer sein, wie z. B. regelmäßig bei den Gliriden und innerhalb der Muriden bei *Deomys* und *Lophuromys*. Sie kann aber auch ansteigen, wie dies unter den Sciuriden bei der Tribus Xerini (*Xerus* und *Atlantoxerus*) sehr deutlich in Erscheinung tritt. In diesem Fall stellt sich wiederum die schwierige Frage, welches als der ursprüngliche Zustand anzusehen ist und in welcher Richtung die Entwicklung geht, zur Vermehrung oder zur Verminderung der Falten. Manches deutet darauf hin, daß beide Entwicklungsrichtungen eingeschlagen werden können und eine mittlere Gesamtfaltenzahl von etwa 7 bis 8 — wie wir sie bei primitiveren Säugetierordnungen gefunden haben — Ausgangspunkt ist. Wenn wir uns der Ansicht von Thenius (1969) anschließen: „Die Baumhörnchen (Sciurini) bilden einen seit dem Oligozän getrennten Stamm, von dem sich die Xerini und auch die Petauristinae ableiten lassen" (p. 297), ist die Faltenvermehrung bei den beiden letzteren eine sekundäre Folgeerscheinung, für die allerdings die Frage nach einer funktionellen Bedeutung offenbleiben muß.

Für die Tendenz zur sekundären Vermehrung sprechen auch die Fälle, bei denen es ganz offensichtlich zur Einlagerung von zunächst nur kleinen

Zwischenfalten gekommen ist, und zwar bei Formen, deren Verwandte fast durchweg eine konstante niedrige Zahl aufweisen.

Sehr bemerkenswert ist die Faltenvermehrung bei dem Cooper-Baumhörnchen, das ausschließlich in einigen Montanwäldern des Kameruner Hinterlandes vorkommt. Es wurde erst 1950 von Hayman als *Heliosciurus (Aethosciurus) cooperi* beschrieben, später von Amtmann zur Gattung *Paraxerus* gestellt und schließlich von Rosevear (1969) in die Gattung *Aethosciurus* übernommen. Da es sich im Gaumenfaltenmuster so stark von anderen Baumhörnchen (Sciurini) unterscheidet und seine Gattungszugehörigkeit ohnehin umstritten ist, sollte es wohl besser in eine besondere Gattung gestellt werden (vgl. Anhang). Sein isoliertes Vorkommen in einigen Montanwäldern spricht offenbar dafür, daß es ein Montanwaldrelikt und wieder ein Beispiel für lange Eigenentwicklung darstellt.

Während, wie erwähnt, die antemolaren Falten in den meisten Fällen bezüglich Zahl und Form konstant bleiben und ihre sicherlich wichtige Funktion, nämlich unter Mitwirkung der Zunge die aufgenommene Nahrung im vorderen Mundraum festzuhalten, bewahren, kommt es bei einer ganzen Anzahl von Vertretern der Nager, wie wir gesehen haben, zu Reduktionserscheinungen der intermolaren Falten, die wieder im hinteren Gaumenteil beginnen (vgl. Primaten). Solche Rückbildungen der intermolaren Falten finden wir — in unterschiedlichem Fortschritt — als Parallelerscheinung auch bei verwandtschaftlich weit entfernt stehenden Familien. Bei den Bathyergiden ist das Muster soweit zurückgebildet, daß man kaum noch von Falten sprechen kann. Es bestehen aber auch noch verschiedene andere Abweichungen. So sind bei *Pedetes* 4 antemolare Falten und nur noch Spuren der vorderen intermolaren Falten vorhanden, und bei *Castor* haben wir ebenfalls 4 antemolare Falten, und der intermolare Gaumenraum ist völlig faltenfrei. Dies zeugt wieder von einer langen selbständigen Eigenentwicklung.

Damit kommen wir zu den interessanten Caviomorphen, die als frühzeitig (Oligozän) nach Südamerika gekommene Abkömmlinge der nordamerikanischen Paramyidae angesehen werden. Bei ihnen treffen wir alle Übergänge vom normalen Rodentier-Faltenmuster bis zum völligen Verschwinden aller Falten. Erstgenannte Erscheinung finden wir z. B. bei *Octodon* (Faltenformel 2 — 5 = 7). Aber auch bei den Dasyproctidae ist das Muster mit der gleichen Faltenformel noch relativ gut ausgebildet. Diese Tatsache ist für uns ein wichtiger Hinweis auf die angenommene Ursprünglichkeit des Muriden-Musters, nämlich die profilierte Ausbildung der antemolaren und intermolaren Falten.

Die von Tullberg gegebene Beschreibung und Abbildung des Gaumens von *Ctenomys* lassen keine Falten mehr erkennen. Bei den Echimyidae stellen wir teils eine ungewöhnlich hohe Zahl von intermolaren Falten, z. B. bei *Kannabateomys* (was schwer zu erklären ist), teils eine starke Ver-

minderung der Zahl, z. B. bei *Echimys*, fest. Bei den Myocastoridae und Erethizontidae ist kaum noch von Faltenbildung zu sprechen und bei den Vertretern der Caviidae (*Dolichotis*, *Hydrochoerus* und *Cavia*) ist der Gaumen völlig faltenfrei. Ob dies etwa in ursächlichem Zusammenhang mit dem starken Konvergieren der Backenzahnreihen nach vorn und der starken Auswölbung des intermolaren Gaumendaches zusammenhängt, muß zunächst dahingestellt bleiben.

Blicken wir in diesem Zusammenhang auf die von Thenius gegebene Stammbaumdarstellung der Rodentier, so sehen wir, daß es sich um Familien handelt, die auch aufgrund ihrer sonstigen Merkmale oder ihrer Fossilgeschichte als sehr lange isolierte, selbständige Gruppen gelten. Dies bestärkt uns wiederum in der Annahme, daß das Gaumenfaltenmuster als ein zusätzliches wertvolles Merkmal bei stammesgeschichtlichen Untersuchungen angesehen werden kann. Analog dürften wohl auch Unterschiede, die wir innerhalb der Familien bei den unteren Taxa (Gattungen, Arten) finden, auf relativ weit zurückliegende Abzweigung und Isolation schließen lassen.

Umgekehrt deutet — bis auf wenige Ausnahmen — eine auffallende Übereinstimmung des Gaumenfaltenmusters, z. B. bei den Baumhörnchen (Sciurini), wie bereits angedeutet, auf eine sehr junge Aufspaltung hin, obwohl die Stammgruppe selbst sich im Alttertiär bereits ausgebildet hat. Thenius schreibt: „Das sciuride Evolutionsniveau dürfte an der Wende Eozän-Oligozän erreicht worden sein. Im Oligozän noch selten, lassen sich bereits im älteren Miozän mehrere Stämme unterscheiden, die im Jung-Tertiär zu einer großen Formenfülle geführt haben" (p. 207).

Die engere Verwandtschaft der Cricetiden, Arvicoliden und Muriden zueinander wird ebenfalls schon durch das ähnliche Gaumenfaltenmuster unterstrichen. Letztere bilden eine junge Gruppe, die im Miozän von Cricetiden-Vorfahren abstammen und sich in geologisch jüngster Zeit gewaltig entfaltet und über weite Gebiete der alten Welt verbreitet haben. So sind die Muriden auch in das südostasiatische Inselgebiet eingedrungen und haben sich über Neuguinea bis Australien ausgebreitet. Hier kommen sie in einer Familie mit 13 Gattungen und über 70 Arten vor.

Dies braucht jedoch keineswegs zu bedeuten, daß alle in diesem Gebiet heimischen „Muriden" als Jungeinwanderer gelten müssen. Es wurde in der Literatur bereits darauf hingewiesen, daß wir im indoaustralischen Gebiet mit mehreren, und zwar älteren und jüngeren Einwanderungswellen oder Faunenelementen rechnen müssen. Tate (1936) unterscheidet 3 unterschiedliche Stämme, von denen 2 als ältere Reliktgruppen, die 3. als junge Invasionsgruppe angesehen werden (vgl. auch Rümmler, 1938).

Bei der Untersuchung einiger weniger Arten, die mir aus diesem Gebiet zur Verfügung standen, war ich sehr überrascht, daß *Phloeomys* von der Philippinen-Insel Luzon ein von dem Muridentyp völlig abweichendes Gaumenfaltenmuster zeigt, das sich durch die erhebliche Zahl von intermolaren

Falten auszeichnet. Ähnlich fällt auch das Faltenmuster von *Batomys* durch Vermehrung der intermolaren Falten aus dem Muriden-Schema ganz heraus. Ich möchte daher vorschlagen, nicht wie nach der bisherigen Gepflogenheit *Phloeomys* zusammen mit anderen Formen als Unterfamilie Phloeomyinae zu den Muridae zu stellen, sondern mindestends zum Rang einer eigenen Familie Phloeomyidae zu erheben (vgl. Anhang). Es dürfte sich hier um Inselreliktformen handeln, deren taxonomische Einordnung noch einer besonderen Bearbeitung bedarf.

Im übrigen ist jedoch bemerkenswert, daß die bisher untersuchten Gattungen *Pogonomys* und *Chiropotomys*, die zu den Phloeomyinae gestellt wurden, ein normales Muriden-Muster zeigen. Das gleiche gilt, soweit untersucht, für *Hydromys*, eine Gattung, die zusammen mit anderen Gattungen in der Unterfamilie Hydromyinae ihren Platz einnimmt und sich wahrscheinlich erst im Pleistozän bis nach Australien ausgebreitet hat. Dies trifft ebenso für *Pseudomys* (Unterfamilie Pseudomyinae) zu. Auf Grund des Gaumenfaltenmusters wird man die genannten Gattungen ohne Bedenken zu den Muridae rechnen.

Wenden wir uns den C a r n i v o r e n zu, so wird angenommen (vgl. Thenius 1969), daß sich — nachdem der Terminus „Creodontia" als taxonomischer Begriff fallengelassen wurde — die neuzeitlichen Carnivora von den aus dem ältesten Tertiär bekanntgewordenen Miaciden ableiten, die ihrerseits auf Insectivoren im weitesten Sinne zurückgehen. Ihr Faltenmuster, im besonderen das stets gut ausgebildete der Fissipedier, gehört zum Primärtyp und ist relativ einfach gestaltet. Innerhalb der Familien finden wir meist eine weitgehende Übereinstimmung, jedoch unterscheiden sich die Familien bezüglich der Anordnung und Zahl der Falten untereinander. Bei den Musteliden sind meist die vorderen Falten durchgehend, die hinteren in der Mitte durch eine Längsfurche unterbrochen, also in 2 Schenkel aufgespalten, ja es besteht die Tendenz zur Rückbildung der hintersten Falten. Die Faltenzahl ist mit 5—7 relativ gering.

Von den Procyoniden liegt zu wenig Material vor, als daß schon jetzt Allgemeines über das Gaumenfaltenmuster ausgesagt werden könnte. Die Faltenzahl scheint etwas höher zu liegen als bei den Musteliden. Bei *Nasua* sind es 9; bei *Ailurus* ist die 9. Falte stark rückgebildet.

Auch bei den untersuchten Ursiden ist die Faltenzahl mit ca. 10 recht hoch. Besonders auffallend ist jedoch ihre starke nach vorn konvex gebogene und durchgehende Krümmung. Dies trifft vor allem für die mittlere Gaumenpartie zu, wohingegen bei den hinteren Falten Rückbildungen auftreten. Bemerkenswert ist, daß auch der neuweltliche Brillenbär (*Tremarctos*) den gleichen differenzierten Faltentyp zeigt, ein Zeichen für die geologisch relativ junge Abzweigung und Einwanderung nach Südamerika.

Sehr einheitlich und einfach zeigt sich das Muster der Caniden. Es ist durch 8—9 derbe und meist durchgehende, z. T. im hinteren Gaumenbereich

leicht eingekerbte oder auch in der Mitte durchgetrennte Falten gekennzeichnet. Wiederum sei darauf hingewiesen, daß eine sehr isoliert stehende und spezialisierte neotropische Art, der Mähnenwolf, keine wesentlichen Unterschiede zu den übrigen Familienangehörigen erkennen läßt, was für seine sehr junge Isolierung spricht.

Bei den Schleichkatzen konnte eine unterschiedliche Faltenzahl festgestellt werden. Die höchste Zahl wurde bei *Ichneumon* mit 11—12 festgestellt. Bei *Mungo* und *Herpestes* sind 9 gut ausgebildete Falten vorhanden. Außerdem liegen hinter den letzten noch einige Faltenreste, die für eine Faltenrückbildung sprechen. Bei *Genetta* und *Paradoxurus* finden wir 8 Falten; bei letzterer Art jedoch sind die beiden letzten nur als kurze seitliche Faltenstücke angelegt. Bei allen untersuchten Arten sind die vorderen Falten durchgehend und die hinteren in der Mitte unterbrochen. Die unterschiedliche Ausbildung innerhalb der Familie dürfte wiederum dafür sprechen, daß die Differenzierung in einzelnen Unterfamilien schon in geologisch früher Zeit erfolgt ist. Das Faltenmuster von *Hyaena* kommt dem der Schleichkatze sehr nahe.

Dagegen finden wir bei den untersuchten Feliden, und zwar bei Groß- und Kleinkatzen, ein recht einheitliches Muster. Mit 7 Falten ist die Zahl gering und sämtliche Falten sind durchgehend. Gelegentlich auftretende Faltenstückchen im hinteren Gaumenraum zeugen von Rückbildungserscheinungen. Eine größere Ähnlichkeit mit dem Muster der Caniden ist nicht vorhanden.

Bei den Pinnipediern, die bereits im Alttertiär ihre Eigenentwicklung begonnen haben, macht sich eine sehr starke Rückbildung der Gaumenfalten bemerkbar. Leider standen nur wenige Formen zur Verfügung, so daß noch kein abschließender Überblick gegeben werden kann. Innerhalb der Familie der Phocidae finden wir die Übergänge von zahlreichen Falten mit unregelmäßigem Verlauf und unsymmetrischer Anordnung bei der Sattelrobbe (Pagophilus), bis zur Reduktion der Faltenzahl bei der Ringelrobbe (Pusa) und zum völligen Verschwinden beim Seeleoparden (Hydrurga). Bei den zur Überfamilie der Otarioidea zusammengefaßten Ohrenrobben und Walrosse scheint nach den bisherigen Untersuchungen die Entwicklung ebenfalls zum allmählichen völligen Verschwinden der Falten geführt zu haben. Doch sind Untersuchungen an weiterem Material notwendig.

Ganz offensichtlich hängt die Reduktion der Falten bei den Robben mit der schwindenden Funktion zusammen, denn die meisten Robben sind Schlinger, bei denen das sekundär wieder entwickelte, spitze, homodonte Fanggebiß zum Festhalten der Beute, meist Fische, genügt. Als Parallele sind, wie wir noch sehen werden, die Delphine anzuführen, die ebenfalls Schlinger sind und keine Gaumenfalten mehr besitzen.

Die Reduktion der Gaumenfalten bei den Pinnipediern bestätigt (ganz abgesehen von den sonstigen morphologischen Veränderungen) wiederum

die Annahme einer langen Trennung von den Fissipediern. Die erhöhte Faltenzahl einmal bei einigen Phociden, zum anderen bei Ursiden könnte auf die angenommene engere Verwandtschaft beider Gruppen, bzw. auf die Abzweigung der Pinnipedier von arctoiden Raubtieren, hinweisen.

Staffeltyp

Ein von dem Primärtyp völlig abweichender Gaumenfalten-Bauplan tritt uns bei den nun folgenden Säugetierordnungen entgegen. Dieses Gaumenfaltenmuster haben wir als Staffeltyp bezeichnet. Zwar kennen wir einige Formen, die zweifellos zum Primärtyp gehören, deren Gaumenfaltenmuster aber an den Staffeltyp erinnert. Ich denke z. B. an *Lyroderma lyra.* Hier handelt es sich aber lediglich um eine äußerliche Parallelerscheinung, die naturgemäß nichts mit verwandtschaftlicher Beziehung zu tun hat.

Der Staffeltyp ist durch eine dichte Folge zahlreicher, meist quer über den Gaumen verlaufender Falten gekennzeichnet. In sehr charakteristischer Form finden wir ihn bei Perissodactylen und Artiodactylen (vgl. z. B. Abb. 145 und Abb. 151). Bei ihnen liegen die mit ausgezacktem Kamm nach hinten gerichteten Falten geradezu dachziegelförmig übereinander, was aber nicht bei allen Formen so stark in Erscheinung tritt, wie überhaupt auch bei diesem Typ wieder Abwandlungen und Differenzierungen vorkommen. In der Regel sind die dicht gelagerten Falten nicht durchgehend, sondern in der Mitte unterbrochen. Außerdem sind sie nicht selten gegeneinander versetzt, also alternierend angeordnet. Ferner reichen die Falten selten bis zum Abschluß des harten Gaumens und verschwinden — auch bei den Formen, bei denen das knöcherne Gaumendach weit nach hinten reicht — doch schon mehr oder weniger in der Mitte der Molarenreihen. In manchen Ordnungen machen sich bei den letzten Falten Rückbildungserscheinungen durch Faltenverkümmerungen bemerkbar. Eine Beeinflussung des Verlaufs der Gaumenfalten durch die zahnfreie Region, die es z. B. — analog dem Diastema der Nager — bei den Artiodactylen in sehr ausgeprägter Weise gibt, ist nicht festzustellen.

Beim Blick auf die Ausführungen von Thenius (1969) über die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Ordnungen zueinander sehen wir, daß alle Ordnungen, die den Staffeltyp zeigen, auf Condylarthren-Vorfahren zurückgehen und sich in geologisch alter Zeit von ihnen abgezweigt haben. In dem von Thenius entworfenen Abstammungsschema innerhalb der Placentalier (Abb. 159) ist die Trennungslinie der Vertreter des Primärtyps und der des Staffeltyps zwischen Carnivoren und Lagomorphen zu ziehen, wobei ich in der dieses Schema wiedergebenden Abbildung eine geringfügige Änderung durch ein etwas weiteres Abrücken der Carnivoren von den Condylarthren-Abkömmlingen vorgenommen habe. Denn will man, wie in vorliegenden Ausführungen, das Gaumenfaltenmuster als ancestrales morphologisches Merkmal bei stammesgeschichtlichen Untersuchungen verwenden, so müs-

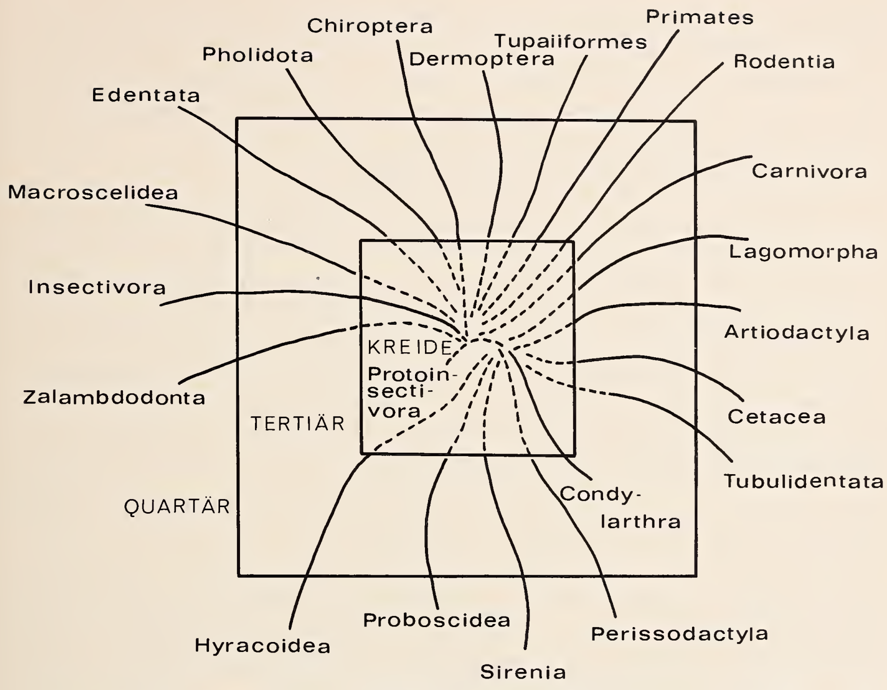


Abb. 159: Stammbaumschema der Placentalia (etwas verändert nach Thenius)

sen die Carnivoren unbedingt zu den Formen gerechnet werden, die den Primärtyp, wenn auch in differenzierter Form, repräsentieren.

Wenn wir die in Frage kommenden Ordnungen mit einem nach dem Staffeltyp gebauten Muster durchgehen, so muß auch das Gaumenfaltenmuster der Lagomorphen in den Staffeltyp einbezogen werden. Über ihre stammesgeschichtlichen Beziehungen führt Thenius unter Anlehnung an Frick (1965) folgendes aus: „Entwicklungsgeschichtliche Befunde sprechen für einen selbständigen Säugetierzweig, der sich aus einer den Huftieren nahestehenden Basisgruppe entwickelt hat" (p. 405). Die Ansichten hierüber gehen zwar noch auseinander, doch dürfte eine engere Beziehung zu den Condylarthra, der Stammform der „Huftiere" bestehen, die in der jüngeren Kreide bereits ausgebildet waren und auf insectivore Vorfahren zurückgehen. Es muß als wahrscheinlich angenommen werden, daß sich bei den Condylarthra bereits das Staffelmuster entwickelt hat.

Trotz des bei Lagomorphen besonders langen Diastema ist der Abstand der Gaumenfalten zwischen den Molaren kaum wesentlich dichter als im zahnfreien Abschnitt, ganz im Gegensatz zu den Rodentiern, bei denen wir im allgemeinen nur 2 (bis 3) antemolare Falten feststellen konnten. Rodentier und Lagomorphen haben also — auch im Hinblick auf das Gaumenfaltenmuster — stammesgeschichtlich nichts miteinander zu tun. Linton

(1905), der die Hasenartigen noch zu den Rodentieren zählt und den Unterschied im Gaumenfaltenmuster auf unterschiedliche Ernährung zurückzuführen versucht, spricht bemerkenswerterweise schon von einer stärkeren Übereinstimmung zwischen Hase/Kaninchen und Schaf. Die Anzahl der Falten beträgt bei *Lepus* und *Oryctolagus* 14—15; sie ist bei *Sylvilagus* mit 12 und bei *Ochotona* mit 10—11 etwas geringer.

Betrachten wir nun die Gaumenfalten der nachfolgenden Ordnungen, deren Ahnen eng mit den Condylarthren, den „Stammhuftieren", verbunden sind (vgl. Abb. 158), so begegnen wir (mit wenigen Ausnahmen) immer wieder dem Staffelmuster, oft in typischer, bisweilen auch in differenzierter Form. Wie erwähnt, ist es bei den Artiodactylen sehr prägnant ausgebildet und stimmt bei den vorliegenden Arten im Gesamtbild überein; lediglich die Anzahl der Falten ist etwas unterschiedlich, ist aber auch — wie bei der hohen Faltenzahl nicht anders zu erwarten — in geringem Maße individuell variabel. Bei *Hippopotamus* sind etwa 16 Falten vorhanden. Bei den Suiden ist die Zahl am höchsten und beträgt bei *Sus, Potamochoerus* und *Phacochoerus* 22—23 und bei *Babyrousa* sogar 24—25. Bei der Familie Tayassuidae konnte ich 18 Falten feststellen.

Bei den untersuchten Camelidae, und zwar sowohl bei dem altweltlichen *Camelus* als auch bei dem neuweltlichen *Lama,* zeigt übereinstimmend die vorderste und hinterste Gaumenpartie ein etwas gestörtes Faltenmuster; nur die Falten in der Mittelpartie des Gaumens sind gut ausgeprägt. Die hohe Übereinstimmung des Musters bei beiden Vertretern zeugt für die sehr junge Isolierung der neuweltlichen von den altweltlichen Formen.

Relativ gering ist die Faltenzahl mit 11 bis 12 bei den Traguliden. Unter den Cerviden werden bei *Dama* 13, bei *Cervus* 14—15, bei *Capreolus* 16 bis 20, bei *Alces* sogar 24 und bei *Rangifer* 21—22 Falten festgestellt, wobei übereinstimmend das Faltenrelief im hinteren Gaumenabschnitt mehr und mehr undeutlich wird und die Falten auslaufen und verschwinden. Das gleiche ist auch bei Boviden der Fall, so daß oft die genaue Faltenzahl nicht klar zu erkennen ist. Es wurden bei *Cephalophus* mindestens 12, bei *Taurotragus* 14—15, bei *Bos* mindestens 16, bei *Antidorcas* 17, bei *Connochaetus* mindestens 20—21, bei *Antilope* 22, bei *Ammotragus* 17—18, bei *Capra* etwa 15, bei *Ovis* ebenfalls 15 und bei *Ovibos* 13—14 festgestellt.

Weiterhin finden wir das Staffelmuster in etwas differenzierter Form bei dem einzigen rezenten Vertreter der Tubulidentata, dem hoch spezialisierten Erdferkel, bei dem die Falten schmal und mit nach hinten gerichteten Schneiden oder Kanten ausgebildet sind; das Muster erscheint an die einseitige Ernährungsweise angepaßt, indem die Falten, ähnlich wie bei anderen, früher schon erwähnten Ameisen- und Termitenfressern, als „Zungenkratzer" dienen. *Orycteropus* gilt als Abkömmling altertümlicher Huftiere, die zweifellos schon spätestens im Alttertiär eine eigene Entwicklung begonnen haben.

Unter den Perissodactylen, die ein typisches Staffelmuster zeigen, schwankt die Zahl der Falten bei *Equus* zwischen 15 und 18; bei *Tapirus* zählte ich 14 und bei *Rhinoceros* etwa 15—16. Häufig stehen rechte und linke Faltenschenkel alternierend zueinander.

Bei den Sirenen, die zu den Paenungulaten gehören, ist eine Stellungnahme sehr schwierig. Sie rechnen zu den Ausnahmen, bei denen sich das Faltenmuster so verändert hat, daß es nur schwer zu deuten ist. Zweifellos ist es stark reduziert und seine Funktion ist an die auf und neben den Auffaltungen befindlichen Hornzähnchen übergegangen. Daß im vorderen Teil des Gaumens dicht aufeinanderfolgende Falten vorhanden sind, zeigt der Gaumenabdruck eines sehr jungen Foetus von *Manatus*. Beim Dugong ist fraglich, ob wir überhaupt noch von Falten sprechen können. Bei den Sirenen ist also infolge hoher Spezialisierung, die eine sehr alte Abspaltung und selbständige Entwicklung voraussetzt, das Gaumenfaltenmuster stark verändert, so daß eine klare Entscheidung, ob es dem Staffelmuster zugerechnet werden kann, nicht mehr objektiv möglich ist.

Wesentlich klarer ist die Beurteilung bei den ebenfalls den Paenungulaten zugehörenden Proboscidea und Hyracoidea. Wenigstens im frühen Embryonalstadium zeigen Elefanten ein Gaumenfaltenmuster, das ohne Bedenken dem Staffeltyp zugerechnet werden kann. Postnatal kann man wohl, wenn überhaupt, nur noch von einem stark rückgebildeten Faltenmuster sprechen. Dagegen ist bei den Schliefern auch im erwachsenen Zustand das Faltenmuster deutlich ausgeprägt. Zwar ist die Faltenzahl mit 11 relativ gering und die Falten bedecken den ganzen harten Gaumen, doch entspricht die dichte Aufeinanderfolge dem Erscheinungsbild eines differenzierten Staffelmusters.

Die Cetaceen werden hier wegen ihrer besonders weitgehenden Spezialisierung als letzte behandelt. Thenius hat unter Heranziehung der einschlägigen Literatur noch einmal die nähere Verwandtschaft der Cetaceen mit den Artiodactylen eingehender begründet und in seiner Darstellung der stammesgeschichtlichen Beziehungen der Ordnungen zueinander zum Ausdruck gebracht (vgl. Abb. 159). Gleichzeitig hat er den monophyletischen Ursprung, aber auch die sehr frühzeitige, im Alttertiär erfolgte Trennung der Mystacoceti und Odontoceti dargelegt. Es erhebt sich für uns nun die Frage, ob auch das Gaumenfaltenmuster die erwähnten verwandtschaftlichen Beziehungen bestätigen kann. Bei der sehr frühzeitigen Abtrennung der Wale und die ebenfalls in geologisch früher Zeit erfolgte Aufspaltung in 2 Unterordnungen muß nach unseren bisherigen Erfahrungen vor allem im Hinblick auf die extreme Spezialisierung, damit gerechnet werden, daß ein zweifellos vorhanden gewesenes Gaumenfaltenmuster Veränderungen durchgemacht hat. Dies ist nun sowohl bei den Barten-, als auch bei den Zahnwalen der Fall, und zwar in entgegengesetzter Richtung. Soweit die Beobachtungen an den mit einem homodonten Fanggebiß ausgestatteten

Delphinen verallgemeinert werden können, fehlt bei den Zahnwalen ein Faltenmuster völlig und das Gaumendach ist faltenfrei. Als Parallele dazu könnte man einige Robben, wie z. B. den Seeleopard, anführen, bei dem offenbar als Nahrungsschlinger Gaumenfalten funktionslos wurden und im Laufe der Entwicklung ebenfalls völlig verschwunden sind.

Bei den Bartenwalen dagegen konnte der Nachweis geführt werden, daß die während der Ontogenese sich erst spät ausbildenden Hornplatten aus umgewandelten und extrem vermehrten Gaumenfalten entstehen (vgl. Tullberg, 1883, Kükenthal, Weber). Es liegt auf der Hand, daß wir die eng hintereinanderstehenden Barten vom Staffeltyp ableiten. Die Funktion der Barten als Seihapparat wurde bereits erwähnt und ist allgemein bekannt.

Ausblick

Es kam zunächst im wesentlichen darauf an, einen allgemeinen Überblick über die Gaumenfaltenmuster der Säuger zu geben und einen Vergleich zwischen den einzelnen Ordnungen und Familien, aber soweit möglich, auch innerhalb der Familien bei den Gattungen vorzunehmen. Viele Fragen, die die Bedeutung der Gaumenfalten als taxonomisch wichtiges Merkmal bei den unteren Taxa betreffen, sind hier noch offengelassen oder nur in einigen Fällen berührt. Für eine genauere Beurteilung bedarf es für jede Art eines umfangreichen Materials, an dem zunächst einmal die individuelle Variation festzulegen wäre. Bei aller festgestellten Konstanz im Gaumenfaltenmuster kommt es doch, wie wir gesehen haben und wie nicht anders zu erwarten, zu geringfügigen Schwankungen z. B. bezüglich der Anzahl der Falten (vgl. *Hybomys,* manche Sciuridae) oder auch hinsichtlich ihres Verlaufs: ob gleichmäßig konvex nach vorn gebogen, in der Mitte oral- oder aboralwärts eingeknickt, ob durchgehend oder unterbrochen. Solche Variationen innerhalb einer Art können Entwicklungstendenzen andeuten, wobei die Entscheidung oft schwer ist, in welcher der beiden Richtungen diese gehen, ob z. B. in Richtung auf Vermehrung oder Verminderung der Faltenzahl. Es wurden Beispiele gebracht, die darauf hinweisen, daß beide Entwicklungsrichtungen eingeschlagen werden können.

Bei einigen Arten, von denen größere Serien vorlagen, war es möglich, die vorhandene Variationsbreite festzustellen. So kann sich beispielsweise bei *Rousettus*-Arten die Zahl der durchgehenden und unterbrochenen Falten leicht verschieben (Faltenformel bei *Rousettus aegyptiacus* meist 4 — 3 — 1, seltener 3 — 4 — 1, ausnahmsweise 4 — 4 —1). Es kann zur beginnenden oder vollendeten Ausbildung von Zwischenfalten kommen (vgl. z. B. *Asellia tridens*). Im speziellen Teil ist auf solche individuellen Unterschiede von Fall zu Fall näher eingegangen worden. Ganz allgemein ist festzustellen, daß je höher die Faltenzahl, um so größer auch die Variationsbreite.

Ebenso nimmt die Variation bei Funktionsloswerden der Falten und damit verbundener Faltenreduzierung zu (vgl. höhere Primaten). Solche Reduzierungen beginnen meist im hinteren Gaumenbereich. Zeichen für Fortfall der Funktion sind auftretende Asymmetrien, Faltenverschmelzungen oder auch Faltenzerfall. Solche Veränderungen des Gaumenfaltenmusters beanspruchen zweifellos, wie schon früher betont, eine lange Entwicklungsdauer.

Viele Beobachtungen deuten darauf hin, daß das Gaumenfaltenmuster innerhalb der Gattungen recht konstant ist. Vielleicht gelingt es aber anhand großer Serien und bei sorgfältiger Prüfung kleine Unterschiede auch bei den nahe verwandten Arten festzustellen. Die Unterscheidungsmöglichkeit der Art *Praomys jacksoni* (Faltenformel 2 — 5 = 7) von der Artengruppe *Praomys morio/tullbergi* (Faltenformel 2 — 7 = 9) mit Hilfe der Gaumenfalten war für mich überraschend und gab überhaupt den Anstoß zu weiteren Gaumenfaltenuntersuchungen auch bei anderen Säugetieren.

Wichtig könnte ein Vergleich der Gaumenfaltenmuster bei der Frage der Abstammung der Haussäugetiere von Wildformen sein. Bei Wild- und Hauskaninchen finden sich nach den bisherigen Vergleichen keine Unterschiede. Im Hinblick auf das zu geringe Material habe ich die Frage nach der Stammform des Haushundes nur kurz berührt. Die beiden von mir untersuchten Gaumen von *Canis lupus* zeigen eine Besonderheit, nämlich eine verkürzte vorletzte Falte, die bei einigen Hunderassen wiederkehrt, bei je einem Exemplar von *Canis aureus* und *Canis mesomelas* aber fehlt. Aber das berechtigt im Hinblick auf die noch ausstehende Feststellung einer möglichen Variatonsbreite noch zu keiner endgültigen Schlußfolgerung.

Wie wichtig die Beachtung des Gaumenfaltenmusters für Erkenntnisse der verwandtschaftlichen Beziehungen sein kann, zeigen die Lagomorphen. Sie sind eines der markantesten Beispiele dafür, wie stark die stammesgeschichtliche Herkunft für die Gestaltung des Gaumenfaltenmusters verantwortlich ist. Wir sehen hier die Ansicht Gegenbaurs (1878) bestätigt, daß die phylogenetische Bedeutung der Gaumenfalten größer ist als die physiologische.

Die überraschenden Befunde, die z. B. die Untersuchung des Gaumenfaltenmusters von *Noctilio leporinus,* der Megadermatiden, von *Montisciurus cooperi, Phloeomys* und anderen Arten ergeben haben, könnte auch bei weiteren seltenen oder isoliert stehenden Formen neue Erkenntnisse bringen. Hier sollte es uns zunächst genügen, die Aufmerksamkeit auf die Gaumenfalten zu lenken und auf die erfolgversprechenden Möglichkeiten hingewiesen zu haben.

ANHANG

Ohne die herkömmlichen Körpermerkmale bei systematischen Arbeiten abwerten zu wollen, sollen hier einige taxonomische Vorschläge gemacht werden, die sich aus den Untersuchungen der Gaumenfaltenmuster ergeben:

Chiroptera

Die Noctilionidae, die zusammen mit den Rhinopomatidae und Emballonuridae zur Überfamilie der Emballonuroidea vereinigte werden, sollten aus diesem Verbande gelöst und als eine seit geologisch alten Zeiten isolierte Familie angesehen werden. Beide rezenten Arten zeichnen sich durch relativ hohe Gaumenfaltenzahl aus.

Auf Grund der sehr unterschiedlichen Gaumenfaltenmuster sollte man auch die Nycteridae nicht, wie bisher üblich, mit den Megadermatidae zu einer Überfamilie Megadermatoidea vereinigen, sondern beide als isolierte Familien ansehen.

Rodentia

Unter den Sciuridae, und zwar im Tribus Sciurini (Baumhörnchen), sollte die 1950 von Hayman als *Heliosciurus (Aethosciurus) cooperi* beschriebene, später von Amtmann zu *Paraxerus* und von Rosevear zu *Aethosciurus* gestellte Art aufgrund des völlig abweichenden, durch hohe Zahl der intermolaren Falten charakterisierte und gegen die übrigen Sciurini sich abgrenzende Art in eine eigene Gattung gestellt werden. Ich schlage hierfür den Namen

Montisciurus **gen. nov.**

vor. *Montisciurus cooperi* ist offenbar ein (pleistozänes?) Montanwaldrelikt, das bisher nur von einigen Bergwäldern im Westkameruner Hinterland bekannt wurde.

Die in ihrer Verbreitung auf die Philippinen beschränkte Gattung *Phloeomys,* die bisher in der Unterfamilie Phloeomyinae zur Familie der Muridae gerechnet wurde, zeichnet sich durch ein überaus faltenreiches Muster im intermolaren Gaumenbereich aus, das sich völlig von dem bei den Muriden üblichen Muster unterscheidet. Daher sollte die Gattung *Phloeomys,* die sich darüber hinaus noch durch besondere Schädel- und Gebißmerkmale auszeichnet, aus der Familie der Muridae gelöst und in eine eigene Familie Phloeomyidae gestellt werden.

Man kann annehmen, daß die ebenfalls auf die Philippinen beschränkte Gattung *Crateromys* zur Familie der Phloeomyidae gehört. Dagegen haben die von mir untersuchten, bisher zur Unterfamilie Phloeomyinae gestellten Gattungen *Pogonomys* und *Chiropodomys* ein normales Muridenmuster und sollten nicht in die neue Familie der Phloeomyidae aufgenommen werden.

Es wäre sehr erwünscht, die philippinische, aber darüber hinaus die ganze indo-australische „Muriden"-Fauna einer Revision zu unterziehen, wobei voraussichtlich die Beachtung des Gaumenfaltenmusters nützlich sein dürfte.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Säugetiere besitzen ein sekundäres Gaumendach, das den Mundraum vom Nasenraum trennt, so daß die Atmung durch die Nahrungsaufnahme und -verarbeitung im Munde nicht behindert wird. Die diesen „harten Gaumen" bedeckende Epithelschicht zeigt meist quer verlaufende Leisten oder Falten (Rugae palatinae), die in erster Linie als Widerlager der Zunge dienen dürften und mithelfen, die aufgenommene Nahrung im Munde festzuhalten. Bei einigen Formen haben sie besondere Funktionen zu erfüllen.

2. Zweifellos stellen die Gaumenfalten ein sehr ancestrales Merkmal der Säugetiere dar, denn wir begegnen ihnen schon bei den Monotremen, von denen wir annehmen, daß sie bereits im Jura aus einer der Säugetierstammgruppen entstanden sind und sich isoliert weiterentwickelt haben. Ferner finden wir Gaumenfalten bei allen Marsupialiern und bei den Placentaliern, die beide auf eine gemeinsame Stammgruppe, nämlich kreidezeitlichen Pantotheria zurückgehen. Die Urtümlichkeit der Gaumenfalten geht auch daraus hervor, daß sie schon in sehr frühem Embryonalstadium auftreten. Während der prä- und postnatalen Entwicklung macht in den meisten Fällen das Gaumenfaltenmuster kaum wesentliche Veränderungen durch.

3. Man muß annehmen, daß die Gaumenfalten im Zuge der Entwicklung zur Homoiothermie entstanden sind, als das homodonte Greifgebiß der Reptilien sich zum heterodonten Säugergebiß umbildete, das durch die Kaufunktion der Backenzähne eine bessere Verarbeitung und Ausnutzung der Nahrung und damit eine bessere Versorgung des Stoffwechsels ermöglichte. Die Funktion des Greifens und Festhaltens der Nahrung blieb den Zähnen im vorderen Teil des Gesichtsschädels vorbehalten, die nun in dieser Funktion durch die Gaumenfalten unterstützt werden. Einen indirekten Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme finden wir bei einigen untersuchten Delphinarten, bei denen sich die Zähne sekundär wieder zu einem homodonten Greifgebiß umgewandelt haben und die Gaumenfalten — ebenfalls sekundär — völlig verschwunden sind.

Bei den Pinnipediern bahnt sich eine gleiche Entwicklung an.

4. Für die vorliegenden Untersuchungen der Gaumenfaltenmuster standen unter Berücksichtigung der in der Literatur vorliegenden Angaben etwa 530 Arten zur Verfügung, die 117 Familien angehören und sämtliche Ordnungen vertreten. Wir können zwei Grundbaupläne des Gaumenfaltenmusters unterscheiden: Primärtyp und Staffeltyp. Der einfache Primärtyp ist dadurch gekennzeichnet, daß etwa 8 Falten quer und meist etwas konvex nach vorn gebogen über den Gaumen verlaufen. Beim Staffeltyp folgen die in größerer Zahl vorhandenen Falten dicht aufeinander, bisweilen dachziegelartig sich überdeckend. Bei beiden Typen kann es zu Differenzierungen kommen, die sich auf die Anzahl, den Verlauf, die mediane Unterbrechung und auf eine unterschiedlich fortgeschrittene Reduktion der Falten beziehen können; letztere ist bisweilen mit der Ausbildung eines asymmetrischen Musters und mit Faltenverschmelzung, -aufgabelung und -zerfall verbunden (z. B. Primates).

5. Der Primärtyp findet sich in einfacher oder differenzierter Form bei folgenden Ordnungen: Monotremata, Marsupialia, Insectivora (Zalambdodonta, Insectivora,

Macroscelidea), Tupaiiformes, Primates, Chiroptera, Dermoptora, Edentata, Pholidota, Rodentia und Carnivora. Die bei den höheren Primaten zu beobachtende zunehmende Irregularität des Faltenmusters deutet auf eine fortschreitende Verminderung der Faltenfunktion. Bei mehreren sehr alten Rodentier-Familien beginnt die Rückbildung mit Faltenschwund im intermolaren Bereich, während sich die vorderen, antemolaren Falten, denen eine besondere Funktion beim Festhalten der Nahrung zukommt, am längsten halten. Völligen Faltenschwund zeigen einige Caviomorphen.

Sehr starke Unterschiede im Faltenmuster finden wir innerhalb der Chiroptera, und zwar sowohl bei den Microchiropteren als auch bei den Megachiropteren. Diese Unterschiede deuten auf lange isolierte Entwicklung hin. Sie bestätigen unsere Vorstellung, daß die Chiropteren im Alttertiär (oberste Kreide?) eine gewaltige Radiation erlebt haben, die dadurch ausgelöst und beschleunigt wurde, daß nach Ausbildung des aktiven Flugvermögens den Fledertieren der nächtliche Lebensraum mit vielen nichtbesetzten ökologischen Nischen zur Verfügung stand. Im Gegensatz dazu finden wir bei den Muriden, die erst in jüngster geologischer Zeit eine starke Radiation erlebten und sich über weite Gebiete der Alten Welt bis nach Australien ausbreiteten, noch eine auffallende Übereinstimmung des Gaumenfaltenmusters, das im übrigen weitgehend dem der als Stammgruppe anzusehenden, viel älteren Cricetiden gleicht.

6. Den Staffeltyp des Gaumenfaltenmusters zeigen folgende Ordnungen: Lagomorpha, Artiodactyla, Cetacea, Tubulidentata, Perissodactyla, Proboscidea und Hyracoidea; bei den Sirenia, die in die nähere Verwandtschaft der Proboscidea und Hyracoidea zu stellen sind („Paenungulata") ist infolge der einseitigen hohen Spezialisierung ein Gaumenfaltenmuster kaum noch zu erkennen. Bei Proboscidiern findet man mindestens im jungen Embryonalstadium noch das Staffelmuster.

Die Cetaceen zeigen in ihren beiden Unterordnungen eine völlig entgegengesetzte Entwicklung. Bei den Bartenwalen (Mystacoceti) haben sich die Gaumenfalten zu Barten umgebildet, deren Zahl außerordentlich hoch sein kann und die dicht hintereinander gestaffelt sind. Sie dienen bekanntlich bei der Nahrungsaufnahme als Seihapparat. Die Zahnwale (Odontoceti) haben, wie oben schon erwähnt, sekundär wieder ein homodontes Gebiß entwickelt, und, soweit an Delphinen untersucht, ist das Gaumendach faltenfrei.

Am klarsten zeigen das Staffelmuster die Artiodactyla und Perissodactyla.

Daß die Lagomorphen, die höchstwahrscheinlich auf Condylarthren zurückgehen, ein Staffelmuster haben, dürfte allein schon Hinweis genug sein, daß sie stammesgeschichtlich nichts mit den Rodentiern zu tun haben.

7. Die Gaumenfalten sind nicht nur ein sehr urtümliches, sondern auch ein sehr konstantes Merkmal. Stärkere Differenzierungen, wie wir sie bei verschiedenen Ordnungen und innerhalb dieser bei Familien, gelegentlich auch bei Gattungen, finden, deuten auf eine sehr lange (im Alttertiär beginnende) Eigenentwicklung. So kann die Beachtung des Gaumenfaltenmusters für taxonomische und daher auch phylogenetische Untersuchungen von Bedeutung sein. Die sich in dieser Richtung abzeichnenden Ergebnisse entsprechen weitgehend den Vorstellungen, die die Untersuchungen an rezentem und fossilem Material über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Formen zueinander erbracht haben (vgl. die stammesgeschichtlichen Ausführungen und Schemata von Thenius 1969).

8. Alle den Primärtyp in der einfachen oder differenzierten Form zeigenden Ordnungen zweigen mehr oder weniger unmittelbar von kreidezeitlichen Protoinsectivoren ab. Die Ordnungen mit dem einfachen oder differenzierten Staffeltyp gehen mit großer Wahrscheinlichkeit sämtlich zunächst auf Condylarthra zurück,

die ihrerseits zwar ebenfalls in der oberen Kreide von Protoinsectivoren abzweigen, aber offenbar bereits den Staffeltyp entwickelten, der nun bei den Condylarthren-Abkömmlingen in einfacher oder differenzierter Form erhalten geblieben ist (Abb. 159).

9. Eine gewisse individuelle Variation des Gaumenfaltenmusters kommt allenthalben vor, ist jedoch bei voll erhaltener Funktion relativ gering. Durch Einlagerung von Zwischenfalten kann es zu einer Vermehrung, durch Faltenwegfall, meist im hintersten Gaumenraum, zu einer Verminderung der Faltenzahl kommen. Die Variation ist um so höher, je höher die Faltenzahl und je stärker Reduktionserscheinungen hervortreten und damit die Faltenfunktion verschwindet (mangelnder Selektionsdruck), wie es z. B. die höheren Primaten zeigen. Weitere Untersuchungen sind erforderlich, um zu versuchen, auch feinsystematische Fragen mit Hilfe der Gaumenfalten zu lösen. Einige Beispiele sind in der Abhandlung genannt.

SUMMARY

1. Mammals have a secondary palate separating the respiratory channel from the food canal. This prevents respiration being hindered during feeding and mastication. The epithelial layer covering this hard palate shows transverse ridges (rugae palatinae) which presumably assist the tongue in keeping the bolus in place during mastication. In some forms they have special functions.

2. The palatal ridges, already present in the Monotremata, are certainly a very primitive mammal feature. The Monotremes were presumably derived from one of the ancestral Jurassic mammal groups and then developed further in isolation. Palatal ridges are also present in the Marsupialia and the Placentalia which were both derived from the Cretaceous Pantotheria. Further proof that the palatal ridges are a primitive feature is, that they are already present at a very early stage during the embryonic period. In most cases the palatal ridge pattern shows little variation during pre- and postnatal development.

3. The palatal ridges probably developed during the course of homoiothermous evolution as the homodont reptilian teeth changed to the heterodont mammal type. The grinding function oft the cheek teeth for better processing and utilisation of the food coupled with better assimilation. Seizing and holding the food remained the function of the teeth in the anterior part of the facial cranium, supported in this by the palatal ridges. Indirect proof for the supposition was found in several examined dolphin species. In a secondary process, the teeth here reverted back to the homodont seizing type and the palatal ridges are completely lacking. A similar development is beginning in the Pinnipedia.

4. About 530 species, extant literature references included, belonging to 117 families and representing every order, were available for the present research on palatal ridge patterns. Two basic structural patterns, a primary and an echelon type ("Staffeltyp"), may be distinguished. The simple, primary type has about 8 ridges, usually, somewhat convexely, forward orientated, crossing the palate. In the echelon type the more numerous ridges are in close succession, sometimes overlapping like tiles. Both types may differentiate in number, pattern, median interruption and varying evolutionary reduction of the ridges. The last factor is sometimes accompanied by the development of an asymmetrical pattern and ridge fusion, division and loss (i. a. in Primates).

5. The primary type is found, in its simple or differentiated form, in the following Orders: Monotremata, Marsupialia, Insectivora (Zalambdodonta, Insectivora, Macroscelidea), Tupaiiformes, Primates, Chiroptera, Dermoptera, Edentata, Pholidota, Rodentia and Carnivora.

The increasing irregularity of the ridge pattern in higher Primates indicates a progressive reduction of their function. In several very old rodent families reduction starts with ridge loss in the intermolar region, whereas the anterior, antemolar ridges, having a special function in holding the food, remain longest. Some Caviomorphs have no ridges at all. Important differences in the ridge pattern are found in the Chiroptera (both in the Micro- and the Megachiroptera). These differences indicates an isolated evolution during a long period of time. They confirm our impression that the Chiroptera showed an enormous radiation during the Paleocene (late Cretaceous?) which was triggered and accelerated by the fact that bats, having developed active flight powers, were now able to colonise the nocturnal living space, with its many unoccupied ecological niches. The Muridae on the other hand, which only radiated strongly in recent times, geologically speaking, and were able to spread over large areas of the Old World till Australia, show a remarkable similarity in their palatal ridge pattern, which basically resembles that of the ancestral, much older, Cricetidae.

6. The following Orders are of the echelon type: Lagomorpha, Artiodactyla, Cetacea, Tubulidentata, Perissodactyla, Proboscidea and Hyracoidea. In the Sirenia, which are closelly related to the Proboscidea and Hyracoidea ("Paenungulata"), the palatal ridge pattern is practically indistinct due to their high specialisation. Proboscidea show the echelon pattern at least during the embryonic stage.

The Cetacea show an entirely different development in both suborders. In one, the Mysticeti, the palatal ridges have become transformed to whalebone. This is very closely set and serves, as is well known, as a strainer. As stated earlier, the toothed whales (Odontoceti) reverted back, in a secondary process, to the homodont denture and, as far as may be concluded from dolphin examination, the hard palate is ridgeless.

The Lagomorpha, which are related to the Artiodactyla and could be derived from the Condylarthra (Thenius 1969), are of the echelon type. This should be sufficient proof that they are in no way related, phylogenetically, to the Rodentia.

7. Palatal ridges are not only a very primitive but also a very constant feature. Stronger differentiations, as found in several orders and families or even genera, indicate very long (Paleocene) isolated development. Thus the consideration of the palatal ridge pattern can be useful in systematic and therefore also in phylogenetic research. The results becoming apparent here mostly accord with the concepts research, on recent and fossil material, as to the degree of affinity between the forms, has brought to light (cf. the phylogenetic explanations and models of Thenius).

8. All orders belonging to the simple or differentiated form of the primary type evolved more or less directly from cretaceous Protoinsectivora. Those orders which are of the simple or differentiated echelon type were probably all derived from the Condylarthra, which themselves evolved from the Protoinsectivora during the late Cretaceous but apparently already had the echelon type, which then remained, in its simple or differentiated form, in their descendants (Fig. 159).

9. Though variation is relatively minimal where the palatal ridge pattern is fully functional, some individual variation occurs everywhere. Intercalation of intermediate ridges may lead to an increase, the loss of ridges on the other hand,

usually in the posterior palatal region, to a decrease of the number of palatal ridges. Variation increases with higher ridge counts as well as with important reductions, accompanied by diminishing ridge function (failing selective pressure), as found in the higher Primates, for instance. Further research is necessary to attempt solving more specific systematic problems using the palatal ridges. Some examples are given in this treatise.

SCHRIFTENVERZEICHNIS

Amtmann, E. (1966): Preliminary Identification Manual for African Mammals. 3. Rodentia: Sciuridae, Smithsonian Institution, Washington, 1—25.

Andersen, K. (1912): Catalogue of the Chiroptera, Vol. I: Megachiroptera. London.

Ardran, G. M., F. H. Kemp und W. D. L. Ride (1958): A radiographic analysis of mastication and swallowing in the domestic rabbit: Oryctolagus cuniculus (L.). Proc. Zool. Soc. London 130: 257—274.

Cuvier, G. (1845): Leçons d'anatomie comparée, rec. et publ. par M. Dumérit. Sec. édition, tome troisième.

Dieterlen, F. (1976): Die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* Peters 1874. Vergleiche an Hand neuer Daten zur Morphologie, Ökologie und Biologie. Stuttgarter Beiträge, Nr. 285.

Eales, N. B. (1926): The anatomy of the head of a foetal African Elephant, *Elephas africanus*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 54: 491—552.

Eisentraut, M. (1969): Das Gaumenfaltenmuster bei westafrikanischen Muriden. Zool. Jb. Syst., 96: 478—490.

— (1975-a): Das Gaumenfaltenmuster bei afrikanischen Sciuriden. Z. Säugetierk. 40: 133—141.

— (1975-b): Weiterer Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. Bonner Zool. Beitr. 26: 76—93.

Ellenberger, W. und H. Baum (1974): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 18. Aufl. Berlin, Heidelberg, New York.

Fenton, M. B. und R. L. Peterson (1972): Further notes on *Tadarida russata* (Chiroptera, Molossidae — Africa). Canadian Journ. Zool. 50: 19—24.

Fischer, E. (1943): Über die Form, den Verlauf und die Typeneinteilung der Gaumenleisten. Z. Morph. Anthrop., Erb- und Rassenbiologie 40: 367—372.

Forbes, W. A. (1881): On some points in the anatomy of the Koala. Proc. Zool. Soc. London: 180—195.

Frick, H., (1965): Probleme und Ergebnisse der vergleichenden Anatomie heute. Naturw. Rundschau 18: 227—237.

Gegenbaur, C. (1878): Die Gaumenfalten des Menschen. Morph. Jb. 4: 573—583.

Grzimek, B. (Herausgeber) (1967/72): Enzyklopädie des Tierreichs X—XIII (Grzimeks Tierleben).

Gudernatsch, J. F. (1908): Zur Anatomie und Histologie des Verdauungstraktes von *Halicore dugong* Erxl. Morph. Jahrb. 37: 586—613.

Harrison, A. (1888): The palatal rugae in man. Proc. Acad. Philadelphia: 254—272.

Harrison, D. L. und N. Pendleton (1973): The palate and baculum of some funnel-eared bats (Chiroptera: Natalidae). Mammalia 37: 427—432.

— und — (1974): A second record of Wied's long-legged bat (*Macrophyllum macrophyllum* Schinz, 1821, Chiroptera: Phyllostomatidae) in El Salvador, with notes on the palate, reproduction and diet of the species. Mammalia 38: 689—693.

Hill, W. C. O. (1955): Primates. Comparative anatomy and taxonomy. II — Haplorhini — Tarsioidea. Edinburgh.

Kolenati, F. A. (1860): Monographie der europäischen Chiropteren. Jahresh. naturw. Sect. Mähr.-Schles. Ges. Ackerbau, Naturk., Landesk.: 1—156.

Kükenthal, W. (1893): Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren, I., II. Denkschr. Med.-Naturw. Ges. Jena, III: 1—448.

Leche, W. (1887—1898): Bronns Klassen und Ordnungen des Thier-Reiches, Bd. 6, Abtlg. Säugetiere.

von Lehmann, E. und H.-E. Schaefer (1975): Zur Sonderstellung der Zwergmaus (*Micromys minutus* Pallas, 1771) und der Bisamratte (*Ondatra zibeticus* Linné, 1766) im zoologischen System unter Berücksichtigung der Morphologie der Spermien. Z. Säugetierk. 40: 214—221.

Linton, R. G. (1905): On the morphology of the mammalian Palatine Rugae. The Vet. Journ.: 220—252.

Lönnberg, E. (1900): On the soft anatomy of the Musk-Ox (*Ovibos moschatus*). Proc. Zool. Soc. London: 142—167.

— (1901/02): Studies on Ruminants. II.: On the soft anatomy of *Connochaetes gnu* (Zimmermann). K. svenska Vetensk. Akad. Handl. 35: 48—49.

Martin, R. D. (1966): Sind Spitzhörnchen wirklich Vorfahren der Affen? Umschau, Frankfurt/Main, Leipzig, 66: 437—438.

Martin, W. (1836): Notes on the anatomy of the Koala. Proc. Zool. Soc. London: 109—113.

Milne-Edwards, H. (1866): Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. T. 6. Paris.

Mohr, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. Jena.

Oppel, A. (1900): Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Teil III. Jena.

Osgood, W. (1921): A monographic study of the american marsupial *Caenolestes*. Field. Mus. Nat. Hist. Zool. Chicago, 14: 1—162.

Peters, W. (1880): Die Fledermäuse des Berliner Museums für Naturkunde. 18 Tafeln.

Retzius, G. (1906): Die Gaumenleisten des Menschen und der Tiere. Biol. Unters., N. F. 13, Jena: 117—168.

Robin, H. A. (1881): Recherches anatomiques sur les mammifères de l'ordre des Chiroptères. Ann. Sci. Nat. ser. Zool. 12: 1—180.

Rosevear, D. R. (1969): The rodents of West Africa. London.

Romer, A. S. (1971): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 3. Auflage. Hamburg u. Berlin.

Rümmler, H. (1938): Die Systematik und Verbreitung der Muriden Neuguineas. Mitt. Zool. Mus. Berlin 23: 1—296.

Sanborn, C. C. (1952): Philippine Zoological Expedition 1946—1947. Mammals. Fieldiana Zool. 33: 87—158.

Schultz, A. H. (1949): The palatine ridges of Primates. Carnegy Inst. Washington. Pub. 583, Contrib. Embryol. 33: 43—66.

— (1958): Palatine ridges; in Hofer, H., A. H. Schultz und D. Starck: Primatologia, Handbuch der Primatenkunde. Vol. III/1: 127—138.

Schulze, F. E. (1912—1916): Die Erhebungen auf der Lippen- und Wangenschleimhaut der Säugetiere. I. Ruminantia: 510—521; II. Die Beuteltiergattung *Macropus* (Shaw): 384—395; III. Marsupialia: 43—65; IV. Rodentia duplicidentata: 779—786; V. Rodentia simplicidentata: 1223—1234. Sber. preuss. Akad. Wiss. Berlin.

Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85.

Slijper, E. J. (1962): Riesen des Meeres. Eine Biologie der Wale und Delphine. Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Sonntag, Ch. F. (1921 a): The comparative anatomy of the Koala *(Phascolarctos cinereus)* and Vulpine Phalanger *(Trichosurus vulpecula)*. Proc. Zool. Soc. London II: 547—577.

— (1921 b): Contributions to the visceral anatomy and myology of the Marsupialia. Ebenda: 851—882.

Starck, D. (1959): in Kükenthal: Handbuch der Zoologie, Bd. 8, Lief. 22, Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere. Berlin.

— (1974): Die Stellung der Hominiden im Rahmen der Säugetiere. In Evolution der Organismen, III. Stuttgart.

Tate, G. H. (1936/37): Some muridae of the Indo-Australian region. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 72: 501—728.

Thenius, E. (1969): in Kükenthal: Handbuch der Zoologie, Bd. 8, Lief. 47/48, Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin.

— (1972): Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Eine historische Tiergeographie. Stuttgart.

— und H. Hafer (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. Eine Übersicht über Tatsachen und Probleme der Evolution der Säugetiere. Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Thomas, O. (1904): On the Osteology and Systematic Position of the rare Madagasy bat *Myzopoda aurita*. Proc. Zool. Soc. London: 2—6.

Tullberg, T. (1883): Bau und Entwicklung der Barten bei *Balaenoptera sibbaldii*. Nova Acta R. Soc. Scient. upsal. Ser. III, 11: 1—36.

— (1893): Über einige Muriden aus Kamerun. Nov. Acta Soc. Upsala, Ser. III: 1—60.

— (1899): Über das System der Nagetiere, eine phylogenetische Studie. Acta Soc. Sci. Upsala.

van Valen, L. (1966): Deltatheridia, a new order of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 132: 1—126.

— (1967): New paleocene Insectivores and insectivore classification. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 135: 217—284.

Walker, E. P. (1964): Mammals of the world, I u. II. Baltimore.

Weber, M. (19/28): Die Säugetiere I, II. Jena.

Yoshiyuki, M. (1968): Notes on the Formosan tailless leaf-nosed bat, *Coelops frithi formosanus*. J. Mammalog. Soc. Japan, 4: 1—6.